РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ЭКОНОМИКО-МАТЕМАТИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ

ЛАДОЖСКОЕ ОЗЕРО: ТЕОРИЯ И РЕАЛЬНОСТЬ

Санкт-Петербург

2015

УДК 504.4
ББК 20.1

М50 **Меншуткин В.В., Петрова Н.А., Иофина И.В., Петрова Т.Н., Сусарева О.М.**
Ладожское озеро: теория и реальность. СПб.: Нестор-История, 2015. – 76 с.

Аннотация

Работа представляет собой попытку объединения двух различных подходов к решению одной и той же проблемы – эволюции экологической системы крупного озера в процессе эвтрофикации на примере Ладожского озера. Практическая сторона представлена классической лимнологической парадигмой, а теоретическая – имитационным компьютерным моделированием. Оба эти подхода эффективно взаимодействуют на протяжении более 30 лет.

Первая часть работы посвящена исследованию антропогенного воздействия на экосистему Ладожского озера. Эти работы, выполненные в Институте озероведения РАН, являются продолжением комплексных исследований Ладожского озера, началом которых стала Ладожская экспедиция под руководством Василия Александровича Толмачева в 1956 – 1959 гг. Выяснено, что при увеличении фосфорной нагрузки на озеро изменения в экосистеме происходили по классическому варианту, многократно описанному в литературе. Однако при последующем уменьшении фосфорной нагрузки концентрация и продукция фитопланктона не претерпели существенного снижения, несмотря на сокращение концентрации фосфора в воде. Причины этого заключаются в перестройке самой структуры экологической системы за счет интенсификации продукционного процесса бактериопланктона и водных грибов. Было обнаружено изменение роли растворенного органического вещества в экосистеме озера.

Вторая часть работы посвящена модельному осмыслению тех фундаментальных результатов перестройки озерной экосистемы, которые описаны в первой части. Для этого была разработана упрощенная модель экосистемы, без учета пространственной динамики элементов системы. При помощи этой модели были выявлены общие закономерности зависимости ассимиляционного потенциала озера от характеристик самой экосистемы и внешних воздействий. Было показано, что эффекты, описанные в первой части работы, могут быть рационально объяснены именно перестройкой экологической системы.

Рецензенты:
д.г.н., проф. чл.-корр. РАН *Н.Н. Филатов*, д.ф.-м.н., проф. *Г.П. Астраханцев*
Работа выполнялась частично при финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-06-00218 а

Технический редактор Т.Р. Минина

УДК 504.4
ББК 20.1

Введение

Настоящая публикация представляет собой фрагмент исследований, проводимых в процессе выполнения гранта РФФИ № 13-06-00218 «Развитие и применение экономических механизмов и экологических моделей для управления водными ресурсами региона с целью обеспечения устойчивого развития» и связных по своей проблематике с экологической системой Ладожского озера. Первая часть посвящена описанию состояния экосистемы и обсуждению тех изменений, которые произошли в ней в последние годы. Эффект сохранения величины первичной продукции при сокращении внешней фосфорной нагрузки объясняется перестройкой структуры экосистемы, что подтверждается фактами непосредственных наблюдений на озере. Вторая часть содержит результаты компьютерных экспериментов на упрощенной модели исследуемой экосистемы с целью подтверждения возможности наблюдаемых перестроек и выяснения их возможных последствий. Соединение в одно целое двух разнородных исследований одного и того же природного объекта не является случайностью, а призвано подчеркнуть методические установки исполнителей гранта о принципиальной связи натурных исследований и имитационного моделирования уникальных природных объектов, каким является Ладожское озеро.

ЧАСТЬ 1. ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА ПОСЛЕ ПЕРИОДА АНТРОПОГЕННОГО ЭВТРОФИРОВАНИЯ

(*Петрова Н.А., Иофина И.В., Петрова Т.Н., Сусарева О.М.*)

Введение

Одним из первых проектов комплексных исследований больших озер Лабораторией озероведения АН СССР была Ладожская экспедиция под руководством Василия Александровича Толмачева в 1956 – 1959гг., затем Евгения Александровича Попова в 1960 –1963гг. Сведения об этом уникальном водоеме были в то время ограничены и относились к разным, преимущественно краткосрочным, периодам наблюдений.

В основу исследований была положена сетка постоянных станций, на каждой из которых в разные сезоны периода открытой воды проводился весь комплекс гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических наблюдений. Это с самого начала обеспечивало не только сопоставимость получаемых материалов, но, что еще важнее, неизбежное совместное обсуждение результатов разными специалистами. Взаимное понимание оказалось главным фактором поистине комплексного анализа всеми участниками взаимосвязи озерных процессов [1].

В ходе работ были уточнены многие морфометрические характеристики озерной котловины [2]. Грунтовые колонки со дна озера позволили расширить представление об эволюции озерной экосистемы начиная с периода позднего дриасса [3]. Подробные оптические наблюдения завершились расчетом среднего годового радиационного баланса. Анализ химических компонентов озерной воды, чрезвычайно важный для понимания многих экосистемных процессов, позволил также оценить роль притоков в формировании отдельных озерных водных масс. Подробные гидрохимические наблюдения впервые позволили получить характеристики ладожской воды в разных участках акватории и описать сезонные особенности химического режима озера. В том числе важным было заключение о бедности ладожской воды биогенными элементами, в значительной мере ограничивающими уровень продуктивности водоема [4-6].

Новым словом в науке были результаты исследования особенностей термического режима Ладоги Алексеем Ивановичем Тихомировым, приведшие к детальному описанию термического бара в периоды весеннего прогрева и осеннего охлаждения озера [7]. Явление термического бара – зоны воды с температурой +4° С и, соответственно, максимальной плотности, возникающей вдоль береговой линии больших озер в периоды их весеннего прогревания и осеннего охлаждения, впервые, как феномен, было отмечено Форелем в Женевском озере [8-9]. Подробные круглогодичные исследования Ладоги раскрыли механизм процесса формирования неоднородности весеннего прогрева и осеннего охлаждения водных масс в морфометрически сложной котловине большого, глубоководного озера. Термобар влияет не только на дальнейшие особенности гидрологического режима – неоднородность прогрева водных масс, распространение по акватории вод притоков, но и на химические и биологические процессы. В сущности, термический бар в больших глубоких озерах представляет собой механизм формирования всех экосистемных процессов, вплоть до типа их исторической эволюции, что и отличает эти водоемы от озер с плоскими котловинами [1].

Исследования систематического состава населяющих озеро организмов планктона и бентоса, а также первые количественные оценки обилия отдельных видов и сообществ, представляли особый научный и практический интерес [10, 11]. Сопоставление состава современной биоты с палеолимнологическими данными позволило не только уточнить ряд подробностей истории водоема, но и сделать важный вывод о сохранении до нашего времени олиготрофного статуса его экосистемы [12].

Следующий этап многолетних подробных исследований Ладожского озера, теперь уже Институтом озероведения АН СССР, пришелся на период существенных изменений во многих озерах мира, включая величайшие из них, вызванных неумеренными сбросами в водоемы промышленных отходов [13-23].

Эффект “антропогенного” эвтрофирования, т.е. увеличения первичной продуктивности (продукции фотосинтеза растительных сообществ) водоема в результате его обогащения биогенными элементами, обычно фосфором и азотом, под влиянием деятельности человека, был описан в 30-е годы XX века. Интенсивное изучение этой проблемы началось в 60-е годы, когда были обнаружены резкие изменения антропогенного происхождения в Великих озерах системы р. Св. Лаврентия в Северной Америке и Альпийских озерах Европы [16-19, 24-34].

К началу исследования изменений, отмеченных и в экосистеме Ладожского озера, в мировой литературе накопился значительный фонд сведений о проявлении антропогенного эвтрофирования в озерах разного типа, однако, большинство оценок носило поверхностный характер. Только с появлением данных о взаимосвязи между концентрацией фосфора в озерной воде и продукцией фитопланктона наметилась возможность получения функциональных соотношений, могущих служить основой для прогнозирования развития процесса [23].

Исследование процесса эвтрофирования Ладожского озера имело целью решение нескольких задач как утилитарного, так и теоретического характера. Необходимо было рассмотреть уже происшедшие и происходящие в озере изменения гидрохимических и гидробиологических характеристик, связанные с усилением хозяйственной деятельности в его водосборном бассейне, способные ухудшать качество воды и снижать рыбопромысловую ценность водоема. С другой стороны, анализ структурных связей между меняющимися компонентами экосистемы в зависимости от обеспеченности биогенными элементами с учетом влияния всего комплекса естественных климатических и лимнических факторов, углубляя знание процесса, должен был послужить основой для достоверного предвидения дальнейшей эволюции водоема. Особенно важно было определить уровень антропогенного воздействия, не вызывающий в озере необратимых вредных изменений.

Исходя из того, что все изменения, происходящие в Ладожском озере, немедленно отражаются на качестве воды в р. Неве и тем самым на системе водоснабжения Санкт–Петербурга, анализировались возможные пути прямого и косвенного влияния процесса антропогенного эвтрофирования на районы, определяющие формирование стока р. Невы [35].

Первый этап эволюции Ладожского озера

Анализ происшедших в Ладожском озере изменений был основан на сравнении характеристик озерных процессов с литературными данными прежних лет, среди которых особенно ценны были материалы исследований 1956 – 1962 гг. Полученные ранее общие закономерности озерных процессов позволили посвятить новый цикл исследований детализации вопросов, существенных для оценки антропогенного влияния на водоем. Большая часть исследований велась одними и теми же специалистами в оба периода, что облегчало сопоставление материалов разных лет [2, 4-6, 14-15, 36-48].

В таком глубоком и сложном по структуре озерной котловины водоеме как Ладога понимание механизма взаимодействия озерных процессов невозможно без учета морфологических особенностей отдельных участков акватории. Глубокий анализ происхождения и строения котловины Ладоги, обобщивший все сведения, как литературные, так и новые результаты наблюдений позволил сформулировать палеогеологически обоснованное, структурно–геоморфологическое районирование озера, позволившее перейти к замене условно выделенных по принципу сходства средних глубин районов, понятием лимнических зон.

Морфометрическая неоднородность озерной котловины является одним из основных факторов, определяющих пространственную неоднородность функциональных характеристик озера. Качественные показатели озерной воды, а также уровнень продуктивности и скорость развития озерной биоты в разных частях акватории Ладожского озера представляют собой итог сложного взаимодействия гидрофизических и гидрохимических процессов. При этом неоднородность лимнических параметров, обычная в больших глубоких озерах и в естественных условиях, особенно усиливается в период интенсивного антропогенного воздействия. Районирование озера как формализация пространственной неоднородности озерных процессов было признано наиболее эффективным методом систематизации представлений о развитии его экосистемы [14-15, 38, 40, 49-51].

На базе материалов, полученных в регулярных сезонных наблюдениях по всей акватории озера, были оценены различия в скорости весеннего прогрева, вызванные неоднородностью глубин и определяющие формирование значительных по площади и объему зон, контрастных по температуре. Эти различия в свою очередь порождали сложность крупномасштабной динамики вод, осуществляющей перенос растворенных и взвешенных веществ разного происхождения, от которых зависит прозрачность озерной воды, глубина проникновения солнечной радиации и ее спектральные особенности, а также обеспеченность биоты питательными веществами [1, 7, 52-53].

Исследование закономерностей пространственно-временной неоднородности гидрофизических процессов, определяемой озерной морфометрией, явилось основой для анализа развития процессов антропогенного эвтрофирования и загрязнения Ладожского озера, в том числе, выявления районов, в которых негативные последствия могут проявиться в максимальной степени. Таким образом, морфометрическое районирование послужило основой лимнического районирования, т.е. выделения зон, имеющих характерные особенности по целому комплексу озерных характеристик. В Ладожском озере было выделено 4 лимнических зоны, каждая из которых играет свою существенную роль в озерной экосистеме (Рис. 1).

Главным механизмом, регулирующим соотношение скоростей продукционно-деструкционных процессов служит баланс органического вещества в экосистеме. Обобщение многолетнего ряда данных наблюдений на Ладоге показало, что распространение и трансформация органического углерода, как поступающего в озеро с водосборного бассейна с речным стоком, так и новообразованного в процессе фотосинтеза, определяются термическими и гидродинамическими условиями. Увеличение уровня новообразования органического вещества в процессе эвтрофирования влечет за собой глубокие изменения структуры и функционирования лимнической системы, которые отражаются, в свою очередь, на особенностях формирования пула органического вещества. Расчет элементов баланса органического вещества Ладожского озера за годы исследований: сезонные изменения его концентраций в разных лимнических зонах, оценка причин межгодовых колебаний, соотношение интенсивности продукционных и деструкционных процессов, определение коэффициента трансформируемости общего органического углерода и величин предельного потребления кислорода в ходе его минерализации (деструкции) позволили перейти к прогнозированию влияния эвтрофирования на кислородный режим водоема [7, 52-53].

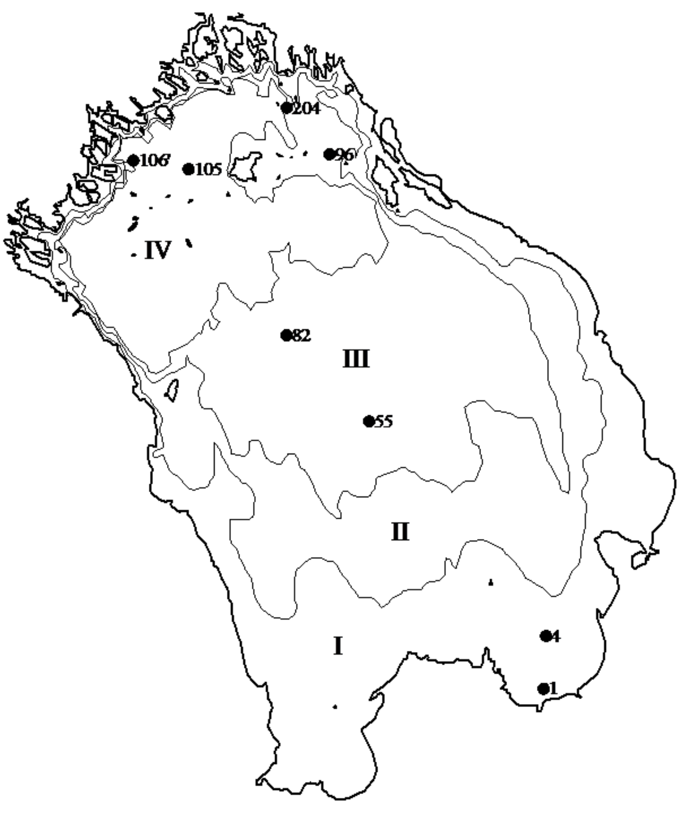


Рис. 1. Карта-схема расположения лимнических зон Ладожского озера.
I – Прибрежной, II – Деклинальной, III – Профундальной, IV– Ультрапрофундальной

Анализ изменений в биологических сообществах, в наибольшей степени влияющих на соотношение накопления и трансформации пула озерного органического вещества – продуцентов и деструкторов, позволил проследить основные этапы эволюции экосистемы. Уже в 1970 г. в фитопланктоне реки Невы, достоверно отражающем уровень развития водорослей в южной части акватории Ладоги, было отмечено значительное увеличение численности массовых видов, преимущественно диатомовых водорослей – доминантов олиготрофного периода. С 1972 г. стало очевидным общее увеличение группы массовых водорослей за счет видов, обычных для богатых биогенами эвтрофных озер. В 1976г. первичная продукция фитопланктона за вегетационный период с площади озера составила 259 тыс. тонн С, а к 1978 г. достигла 1568 тыс. тонн С, превысив годовое поступление аллохтонного органического вещества с водосбора – 1044 тыс. тонн. В 1981 г. бактериальная деструкция за вегетационный период (3168 тыс. тонн С) превысила сумму первичной продукции (856 тыс. тонн С) и годового поступления аллохтонного органического вещества (1005 тыс. тонн). Причиной такой кардинальной перестройки озерных процессов послужило усложнение видового разнообразия сообществ, как продуцентов, так и деструкторов, стимулированное резко выросшей обеспеченностью фосфором. В фитопланктоне основную роль по всей акватории стали играть высоко продуктивные виды, обычные в эвтрофных озерах, требующие, однако, вдвое больше фосфора на единицу ассимилированного углерода, чем виды олиготрофных водоемов. Потребление фосфора фитопланктоном составило 231 тыс. тонн за вегетационный период по данным 1982 г. Оборачиваемость фосфора в озере за счет потребления фитопланктоном возросла на порядок по сравнению с олиготрофным периодом (от 25 до 2.5 суток). Еще более активно фосфор потреблялся бактериями (780 тыс. тонн). Это создавало «внутренний дефицит» фосфора в экосистеме. Одновременно было впервые отмечено массовое развитие в озере новой группы организмов, участвующих в минерализации органического вещества – водных грибов. Экспериментальные данные показали, подтвердив литературные сведения, что интенсивность деструкции у водных грибов близка к бактериальной, но ими используются наиболее консервативные компоненты органического вещества [37, 54-58].

В 1983-1984 гг. резко снизились скорости биохимического потребления кислорода с изменением вида кинетических кривых процесса. По существующим представлениям, кинетика потребления, возникшая в этот период, типична для деструкции органического вещества не только бактериями, но более сложным составом организмов. Увеличилась степень минерализованности органического вещества [59-63]. Экспериментальные исследования ассимиляции фосфора изотопным методом позволили уточнить расчеты потребления фосфора фитопланктоном и бактериопланктоном [11, 41-46, 64]. По данным наблюдений и экспериментов были получены и другие составляющие круговорота фосфора в озере: скорость регенерации фосфора бактериями и зоопланктоном [47], регенерация организмами мейо- и макробентоса [40-46], поступление фосфора в ихтиоценоз и убыль с выловом рыбы, переход в донные отложения и воду, процессы возвращения в трофическую цепь количества фосфора, заключенного в макрофитах различных геоботанических районов озера [4-6, 14, 47]. Было показано, что значительную долю в возврате фосфора в круговорот озерной экосистемы составляет диффузионное поступление из донных отложений. Сопоставление этой величины с другими статьями озерного круговорота фосфора обнаружило существенную роль обратной адсорбции фосфатного фосфора на твердых частицах осадка в придонных слоях воды. Проявилась очень важная роль накопления фосфора в озерном детрите: в составе фосфора взвесей примерно 32% приходится на долю минерального и 68% на долю органического фосфора [43].

Полученные представления о пропорциональности процессов ассимиляции фосфора и углерода водорослями и организмами – деструкторами, бактериями и водными грибами, позволили оценить напряженность круговорота фосфора и его дефицитность на разных уровнях продуктивности сообщества, соответствующих олиготрофному состоянию экосистемы и периоду изменения его трофического статуса под антропогенным влиянием. Исходя из этого, были рассчитаны критерии уровня трофии экосистемы Ладожского озера по 19 основным гидрологическим, гидрохимическим и биологическим показателям с учетом зональных особенностей озерных процессов (таблица 1.)

Оценены также были возможные варианты загрязнения, связанного с промышленными стоками и разработаны индексы, соответствующие нарушению нормальных экологических условий, в том числе получен перечень токсичных металлов, концентрация которых превышала ПДК или была близка к этому. Рассмотрена возможность эффекта накопления токсических веществ, поступающих в малых дозах в компонентах среды [1].

На базе полученных данных и рассмотренных закономерностей изменения озерных процессов под влиянием избыточной фосфорной нагрузки была создана, совместно с коллективом ЭМИ РАН под руководством Л.А. Руховца, математическая модель эволюции Ладоги. Она достаточно достоверно воспроизводила изменения озерных процессов в период наблюдений и позволяла перейти к прогностическим оценкам [50-51, 65-66].

Второй этап эволюции Ладожского озера.

По достижении допустимого расчетного уровня фосфорной нагрузки первичная продукция экосистемы снизилась меньше, чем ожидалось. Массовое развитие водных грибов добавляло в озерный бюджет значительное количество фосфора из нового, к тому же природного источника – богатого гуминовыми компонентами речного притока. Принципиальным для нового этапа было возникшее преобладание деструкционных процессов в озерной экосистеме над продукционными.

Сочетание максимально благоприятных или неблагоприятных погодных условий в течение года могло менять уровень первичной продукции в озере в 1.2-2.5 раза даже в периоды достаточно стабильного состава доминантов фитопланктона. Эта закономерность проявлялась как в период олиготрофного состояния экосистемы Ладожского озера, так и при ее переходе на более высокий уровень трофии. Потребление фосфора планктоном олиготрофного периода относилось к величине ассимиляции углерода как 1:40, а на стадии роста продуктивности при резком изменении видового состава, как 1:17 за счет большей потребности в нем новых доминантов. Следовательно, его запас на новом этапе должен был обернуться 61 раз за вегетационный период, вместо 8 раз достаточных прежде. Напряженность круговорота фосфора при этом, судя по резкому снижению летних концентраций минерального фосфора, начинала регулировать уровень первичной продуктивности. После максимального продуктивного 1985г. начался следующий этап сукцессии фитопланктона – постепенное возвращение роли доминантов традиционным ладожским видам, менее продуктивным, но вдвое более экономным в потреблении фосфора и, к тому же, лучше приспособленным к условиям северного холодного водоема. Вторичная смена доминантов не привела к ожидавшемуся снижению уровня первичной продукции. Активность минерализации органического вещества возросла благодаря массовому развитию как в эпилимнионе, так и в гиполимнионе, не только бактерий, но и водных грибов, способных к трансформации его высокомолекулярной гуминовой фракции.

Подробные исследования высокомолекулярной гуминовой фракции органического вещества, проводившиеся под руководством и по оригинальной методике Н.Н. Коркишко [37, 49, 56-58] выявили существенные изменения в характере его накопления и трансформации. Водное гуминовое вещество глубоководной части Ладожского озера представляет собой единый высокомолекулярный комплекс, в котором обнаружено основное количество биогенных элементов, присутствующих в озерной воде. В 90-е годы на гуминовую фракцию (AHS) приходилось 85–95% общего органического вещества. Как показали исследования, водное гуминовое вещество, поступающее в озеро с водами притоков, находится в максимально восстановленной форме и степень его окисленности не превышает 3-10%. Однако, в глубоководных зонах Ладоги степень окисленности гуминового вещества может увеличиваться до 70-75%, что свидетельствует о его окислении в озере. В результате проведенных экспериментальных исследований органического вещества р. Волхов и гуминового комплекса, выделенного из воды глубоководных зон озера, было показано, что в процессе биохимической трансформации аллохтонного гуминового вещества происходит разрыв химических связей с образованием высокомолекулярного гуминового вещества и низкомолекулярных соединений. В процессе многоступенчатой трансформации из состава гуминового вещества могут выделяться биогенные элементы. В воде глубоководных зон содержится уже частично трансформированное гуминовое вещество, которое практически не подвержено биохимическому окислению и его окисление в дальнейшем происходит по биокаталитическому механизму с участием различных веществ, в том числе, выделяемых представителями биоты, преимущественно водными грибами. Содержавшиеся в гуминовом веществе углерод и фосфор становятся доступными для фито- и бактериопланктона, уменьшая «внутренний дефицит» этих элементов в экосистеме. К 2003г. амплитуда пространственно-временных колебаний степени окисленности гуминового вещества увеличилась до 36-97%. Экспериментально были получены пределы величин атомного соотношения фосфора к углероду в аллохтонном гуминовом веществе реки Волхов (10-15) и в трансформированном гуминовом веществе глубоководных зон озера (3-9). Это дало возможность приблизительно оценить размеры пополнения бюджета биологически доступного фосфора за счет включения низкомолекулярной фракции органического вещества в озерные круговороты. Полученные величины свидетельствуют о существенном ускорении круговоротов углерода и фосфора в озерных процессах и объясняют отсутствие ожидавшегося снижения продуктивности биоты при уменьшении поступления фосфора в озеро от антропогенных источников до уровня расчетной допустимой нагрузки.

Видовой состав водных грибов был представлен классами Chrysomycetes; Zigomycetes, *Deuteromycetes*. Доминирующий комплекс в годы наблюдений состоял из четырех видов: *Mucor circineloides, Aspergilius niger, Penicillium notatum, Trichoderma viride*. Грибы семейства *Saprolegniacea* составляют 1% от общего числа выделенных грибов. Из мукоральных грибов встречено два вида – *Mucor circineloides* и *Rhyzopus nigricans*. Наибольшим числом представлены несовершенные грибы, особенно род *Penicillium.* Они составляют 18% общего количества видов. Как показали исследования, широко распространены в воде дрожжевые организмы (19%). Выделенные формы были разделены по окраске штриха на окрашенные и бесцветные. Бесцветные формы отнесены по основным признакам к двум видам – *Candida krusei* и *Torulopsis sp*. Все цветные формы принадлежат виду *Rhodotorula rubra*. Остальные несовершенные грибы относятся к различным типам гифомицетов и составляют 42% от общего количества видов [54-55].

Видовой состав микопланктона.

Класс Chytridimycetes

Порядок Chytridiales

1. Chytridium sp.

Класс Oomycetes

Порядок Saprolegniales

2. Saprolegnia ferax Thuret
3. Saprolegnia sp.
4. Achlya debaryanum Humphr

Порядок Leptomytales

5. Leptomytus lacteus Ag

Класс Zygomycetes

Порядок Mucorales

6. Mucor Circineloides v. Tiegh
7. Rhyzopus nigricans Ehreub

Класс Deuteromycetes

Порядок Hyphales

8. Alternaria sp.
9. Aspergillus niger
10. Candida crusei
11. Cladosporium algarum Mart
12. Fusidium sp.
13. Penicillium cyclopium
14. Penicilliun notatum
15. Penicilliun roqueforti
16. Rhodotorula rubra
17. Trichoderma koningii
18. Torulopsis sp.

Анализ распределения численности пропагул водных грибов по акватории озера с 1984 года показал, что высокие значения микопланктона в период открытой воды были характерны для 1980-х годов (максимум отмечался в 1986 году и составлял 7500 п/л). Такое увеличение объяснялось последствиями процесса антропогенного эвтрофирования. Тенденция к снижению численности стала наблюдаться с 1991 года, когда антропогенная нагрузка на озеро упала (Рис. 2). С 2001 года средняя численность микопланктона по акватории озера колебалась от 500 до 900 пропагул/л. В 2009 году она поднялась до 1800 п/л., что объяснить можно обильными дождями, т.к. доминировали почвенные грибы. В период исследования 2009-2012 годов максимальная численность водных грибов отмечалась в 2011 году и составляла 4800 пропагул /литр.

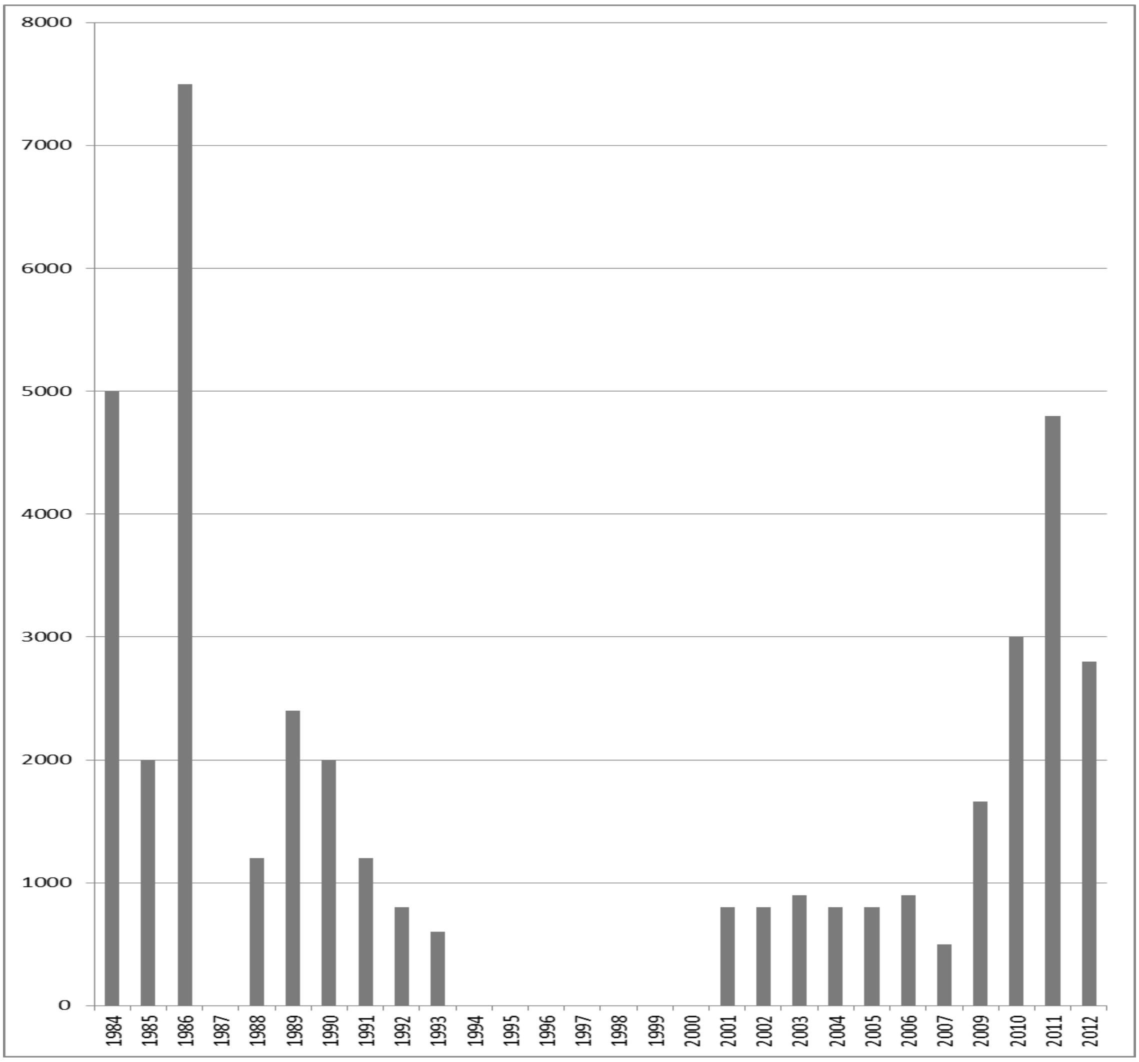


Рис. 2. Распределение численности микопланктона (пропагул/л) по акватории Ладожского озера (1984-2012 гг.).

Практически на всех станциях, выполненных в ходе съемок, отмечалось увеличение численности водных грибов в ноябре. Повышенная численность пропагул была особенно характерна для придонных горизонтов, но абсолютные значения не превышали 1600 пропагул/л. Можно предположить, что отмеченный рост численности был вызван появлением новообразованного органического вещества за счет осенней вспышки диатомовых и последствиями этапа интенсивной перестройки озерной биоты в ходе антропогенного эвтрофирования. Полученные данные не показали наличия грибов в таких объемах, которые могли бы привести к ухудшению качества воды. Однако следует отметить, что в случае роста объема новообразованного органического вещества (НОВ) в придонных слоях прибрежных районов можно ожидать появление дрожжевых грибов с высокой численностью, на порядок и более превышающей нынешнюю, с образованием массовых колоний, что может привести к ухудшению качества воды.

В настоящее время общепринято представление о том, что пелагическая продукция озер зависит от биологической минерализации энергии из внешних энергетических ресурсов. Фотосинтез фитопланктона – основной источник автохтонной продукции. В дополнение к ней существует мобилизация энергии бактериями и водными грибами, использующими аллохтонный органический углерод как энергетический ресурс. Следовательно, мобилизации энергии в пелагических пищевых цепях основаны одновременно на автохтонной энергии света и химически связанной энергии аллохтонного органического вещества. В соответствии с количеством и происхождением растворенного органического вещества озера принято подразделять на аллотрофные – получающие его, преимущественно, с водосборного бассейна с речным притоком, и аутотрофные, формирующие за счет внутриводоемных процессов. Эта концепция была формализована [20] в прогностических целях расположением озер по источникам и количеству растворенного органического вещества вдоль двух осей от олиготрофных к эвтрофным (autotrophy) и от олиготрофных к дистрофным (allotrophy).

Исследования Ладожского озера, как и озер разного типа, проводившиеся в связи с возросшим антропогенным влиянием в национальных и международных программах, значительно способствовали развитию современной лимнологии. Особенное внимание привлекли проблемы различия путей трансформации в озерной экосистеме автохтонной и аллохтонной составляющих пула растворенного органического вещества и конкуренции организмов–продуцентов и деструкторов по отношению не только биологически доступного фосфора, но и углерода.

Таблица 1. Соотношение высокомолекулярной и низкомолекулярной фракций органического вещества (мг/л) в Ладожском озере и численность организмов – продуцентов (живых клеток водорослей) и деструкторов (водных грибов)

Год	Станция	ДОС	AHS	DOC-AHS	% AHS-DOC	% живых клеток водорослей	Средняя численность микопланктона (проп./литр)
2005	1	15.4	12.8	2.6	83	100	800
	25	9.5	7.8	1.7	82	80	600
	55	7.1	5.4	1.7	76	100	600
	82	7.1	4.2	2.9	59	100	600
2006	1	6.7	4.9	1.8	73	100	2400
	34	5.1	4.5	0.6	88	100	1600
	25	6.1	5.5	0.6	90	90	600
	55	6.1	4.9	1.2	80	100	200

	82	5.5	3.7	1.8	67	90	400
	105	5.5	4.9	0.6	89	90	200
2007	1	16.8	13.1	3.7	78	100	400
	34	7.0	5.1	1.9	73	100	400
	25	6.7	7.0	-0.3		100	600
	55	6.7	7.0	-0.3		90	400
2008	1	16.5	11.2	5.3	68	100	1000
	34	8.2	6.4	1.8	78	100	600
	55	8.6	6.6	2.0	77	100	200
2009	1	16.7	13.6	3.1	81		3000
	25	6.9	5.7	1.2	83		1200
	105	6.3	5.1	1.2	81		1000
2010	1	15.9	12.2	3.7	77		6000
	34	13.4	13.2	0.2	99		4200
	82	7.4	4.9	2.5	66		1800
	105	6.7	4.9	1.8	73		1000
2011	1	14.1	11.7	2.4	83		10000
	34	11.2	8.2	3.0	73		2200
	105	7.0	5.3	1.7	76		1200

Многолетние ряды комплексных наблюдений на Ладоге позволили оценить роль каждого из компонентов озерной экосистемы в процессе ее ускоренной эволюции под антропогенным воздействием.

Для больших стратифицированных озер в процессе антропогенного эвтрофирования наиболее важно то, что концентрация биогенных веществ в воде быстро возрастает за счет внешней нагрузки, но сохраняется свойственная олиготрофной стадии глубокая котловина и медленный, неравномерный по акватории ход прогрева и охлаждения водной толщи. Сохраняется сложная термическая и плотностная структура водных масс. Различия в скорости прогрева воды над разными глубинами определяют относительно устойчивое существование озерных зон, контрастных по термическому режиму, и играющих разные роли в экосистемных процессах. Длительность весеннего сезона в больших озерах умеренного пояса при антропогенном эвтрофировании сохраняется, что приводит к созданию значительной автохтонной первичной продукции весной в пределах прибрежной и деклинальной зон. Сохранение характерной для олиготрофных водоемов важной роли весеннего диатомового планктона в сочетании с высокой летней продукцией, свойственной естественно – эвтрофным водоемам, имеет очень большое значение для эволюции озерной экосистемы. Создавая высокую суммарную продуктивность водоема, автохтонное органическое вещество весеннего и летнего планктона вовлекается в озерный круговорот принципиально различными путями (рис. 3).

Весенний фитопланктон развивается в ограниченной берегом и термобаром области и, отмирая, здесь же концентрируется в придонных слоях воды. В пищевую цепь водоема весеннее автохтонное вещество почти не вовлекается и практически целиком является фондом для развития процессов бактериальной деструкции и биокаталитического окисления, как и аллохтонное органическое вещество паводочных вод. В период гидрологического лета с возникновением вертикальной термической стратификации, районы скопления органического вещества весеннего фитопланктона и паводковых вод оказываются периферийной частью озерного гиполимниона. Толщина гиполимниона в этих участках минимальна, как и содержащийся в воде запас кислорода, расход же кислорода на деструкционные процессы максимален. Именно здесь, в пределах деклинальной зоны, могут возникать первые признаки дестабилизации кислородного режима.

Продукция летнего фитопланктона глубоководных зон играет совершенно иную роль в экостстемных процессах больших озер. Она формируется в эпилимнионе и здесь же частично вовлекается в пищевую цепь озера в результате потребления живых и отмерших водорослей зоопланктоном. Остальное органическое вещество подвергается бактериальной деструкции также в пределах эпилимниона. Большая часть летней продукции создается в пределах обширных по площади профундальной и ультрапрофундальной зон, что особенно значимо при антропогенном эвтрофировании. Только с наступлением осенней вертикальной циркуляции не полностью минерализованное органическое вещество летнего планктона оказывается вовлеченным в общеозерный круговорот. В ухудшении кислородного режима придонных слоев гиполимниона глубоководных зон оно непосредственно, в пределах одного годового цикла не участвует. Поэтому в глубоких озерах гиполимниальный дефицит кислорода может долго не проявляться, несмотря на существование значительной биогенной нагрузки на водоем. Гиполимнион больших стратифицированных озер – область наиболее масштабных процессов минерализации органического вещества в течение всего годового цикла, в частности, низкомолекулярной фракции гуминовых комплексов. Переход экосистемы после длительного периода высокой антропогенной фосфорной нагрузки на использование практически неограниченного запаса фосфора гуминовых комплексов аллохтонного органического вещества, вероятно, такой же необратимый этап эволюции глубоких стратифицированных, гипотермических озер гумидной зоны, как использование запасов биогенов из донных отложений в экосистемах эпитермических озер по мере их обмеления (таблицы 2 и 3).

Таблица 2. Расчетное количество фосфора низкомолекулярной фракции гуминового вещества, L-AHS, поступающего в озерные круговороты (Р тонн за сезон в оъеме озера).

Год	Весна		Лето	Осень
1995	-		4.3	-
1998	-		1.2	-
2003	3.55		8.94	6.68
2004	-		-	5.40
2005	5.85		6.56	8.27
2006	-		-	2.46
2007	1.96		6.34	-

Таблица 3. Роль глубоководных зон в процессе вовлечения фосфора низкомолекулярной фракции, L-AHS, в озерный круговорот (Р тонн за сезон в объеме зоны).

Зона Год/Сезон	Профундальная		Ультрапрофундальная	
	Лето	Осень	Лето	Осень
1995	4.3	-	-	-
1998	-	-	1.2	-
2003	2.3	2.9	4.3	2.6
2004	-	2.5	-	2.1
2005	2.1	2.1	3.3	3.3
2006	-	2.1	-	-
2007	1.0	-	4.0	-

Вторичные продуценты озерной биоты при антропогенном эвтрофировании также, как и фитопланктон, испытывают влияние сохраняющихся морфометрических и гидрофизических особенностей экосистемных процессов больших стратифицированных озер. Наиболее разнообразны и продуктивны сообщества зоопланктона в прибрежной и деклинальной зонах и летнем эпилимнионе глубоководных частей акватории. Продуктивность же и видовое разнообразие бентических сообществ ограничено как глубинами, так и удаленностью от берегов. Перестройка всех компонентов биоты в первую очередь проявляется в мелководных зонах, любые изменения в составе и уровне количественного развития биологических сообществ глубоководных районов – свидетельство значительных нарушений равновесия в экосистеме.

Огромный материал натурных и экспериментальных наблюдений, проведенных коллективом Ладожских экспедиций 1956 – 1992 гг. позволил не только понять причины изменения озерной экосистемы и оценить роль антропогенных факторов, темпы процесса и особенности его проявления в большом стратифицированном озере, но и перейти к прогнозам и рекомендациям практических мероприятий. Результаты многолетних исследований Ладожского озера выявили пути взаимодействия разнообразных физических, химических и биологических процессов в огромной озерной экосистеме, как элементе природного ландшафта [49]. Исследование этих связей в период невероятно ускоренной эволюции под влиянием антропогенного нарушения энергетического баланса экосистемы, позволяют, во многом, по-новому отнестись к проблемам классификации озер разного типа и, особенно, к прогнозированию их будущего.

Изменения кислородного режима и величин pH в Ладожском озере в период перехода экосистемы на аллохтонный путь эволюции.

В низкопродуктивных водоемах, где продукционно-деструкционные процессы сбалансированы, насыщенность воды растворенным кислородом близка к 100 %. Нарушение кислородного режима является одним из основных индикаторов развития процесса эвтрофирования водоема. Концентрация кислорода играет решающую роль в создании величины окислительно-восстановительного потенциала и в значительной мере определяет направление и скорость процессов химического и биохимического окисления органических и неорганических соединений.

От величины pH зависят развитие и жизнедеятельность водных растений, устойчивость различных форм существования и миграции металлов и биогенных элементов, токсичность загрязняющих веществ. По величине pH можно судить об интенсивности процесса фотосинтеза: при активном фотосинтезе она резко увеличивается. Интенсивное разложение органического вещества в водоеме наоборот приводит к резкому снижению величины pH. Низкие значения pH при достаточно высокой степени насыщенности воды кислородом являются индикатором закисления водоема.

Главной чертой кислородного режима Ладожского озера, холодноводного димиктического водоема, является высокое содержание растворенного в воде кислорода в течение всего года, повышение его абсолютного содержания с понижением температуры, ортоградная кривая вертикального распределения. До периода исследований 1976-1979 гг. относительное содержание растворенного кислорода в глубоководной части озера по всему столбу воды было близко 100 %, в период летней температурной стратификации абсолютное содержание растворенного кислорода возрастало с глубиной. При этом пересыщение в трофогенном слое, обусловленное как процессами фотосинтеза, так и явлением гистерезиса при быстром прогреве воды, не превышало 110-120% насыщения. В гиполимнионе в течение всего лета относительное содержание кислорода не бывало ниже 95%, т. е. биохимические процессы деструкции органического вещества не играли заметной роли в расходовании растворенного кислорода [45]. При перестройке озерной экосистемы от олиготрофного состояния к мезотрофному, несмотря на увеличение продуктивности озера, его кислородный режим еще оставался близким к наблюдавшемуся в 60-х годах пошлого века. Сезонная динамика этого показателя определяется в основном температурным режимом озера, хотя пересыщение воды кислородом наблюдается чаще, чем в предыдущие годы и расширяется диапазон колебания его относительных значений. Летом в момент интенсивной фотосинтетической деятельности фитопланктона в трофогенном слое относительное содержание кислорода может достигать 120-130% насыщения, что на 10-20% больше, чем в предыдущий период. В гиполимнионе глубоководных зон в придонных горизонтах относительное содержание кислорода может снижаться до 85-95%, что говорит об увеличении деструкции органического вещества в придонных горизонтах [46].

Величина pH в олиготрофный период развития Ладожского озера изменялась в пределах 7.0-8.0, в отдельных случаях достигая 8.2-8.3. К 1980 г. увеличение фотосинтетической деятельности фитопланктона привело к росту верхней границы величины pH до 9.5, в то время как минимальные значения остались на прежнем уровне – 7.1-7.3 [46].

В 80-х гг. прошлого века (с 1981 г.) на кислородном режиме озера начали отражаться внутриводоемные процессы, связанные с трансформацией органического вещества. Весной в теплоактивной области величины относительного содержания кислорода могут достигать 120-130 % при высоких значениях pH (8.0-8.6), что говорит об интенсивном процессе фотосинтеза. В то же время в теплоинертной области относительное содержание кислорода в поверхностном слое воды может снижаться до 90% насыщения и менее, чего раньше не наблюдалось. Летом пересыщение поверхностных слоев воды кислородом может достигать 130-135%, при значениях pH 8.6-9.3. В этот период впервые было отмечено летнее снижение относительного содержания кислорода до 85%

в придонном горизонте по линии 30 метровой изобаты. Это снижение связано с тем, что существование весеннего термического бара изолирует воды прибрежной зоны с высокой биологической продуктивностью, обогащенные аллохнонным и автохтонным органическим веществом от центральной части озера. На границе фронта тармобара за счет конвекции они опускаются в придонные слои, и органическое вещество вовлекается в придонные горизонты, где летом подвергается деструкции [52].

В 90-х годах и до настоящего времени продолжают проявляться особенности кислородного режима Ладожского озера, отмеченные в течение 80-х годов. Однако, в этот период, даже при активном фотосинтезе насыщение поверхностных слоев воды кислородом незначительно превышает 100%, обычно не более чем на 5-7%. Более высокие значения относительного содержания кислорода в поверхностном слое воды, например, 132% весной 2009 г., связаны в основном с процессом гистерезиса, т. к. не сопровождались заметным повышением значения pH. Весной в гиполимнионе относительное содержание кислорода может опускаться до 91-94%. Летом относительное содержание кислорода в трофогенном слое пелагиали озера часто составляло 93 – 98% насыщения, опускаясь иногда до 80-83%, в гиполимнионе до 75% насыщения. Осенью (конец сентября – октябрь) в последний период (1999-2012 гг.) практически по всей акватории озера относительное содержание кислорода составляло 83-100% насыщения.

Весной 2011 г. на станциях в теплоинертной области в поверхностном слое пересыщение воды кислородом на 7%, обусловленное явлением гистерезиса, наблюдалось только однажды, в остальных случаях оно составляло 94-100%, в придонном слое изменялось от 94 до 97%. Летом 2012 г. относительное содержание кислорода в эпилимнионе менялось от 90 до 111% насыщения, в гиполимнионе – от 86 до 100% (таблица 4).

Таблица 4. Пределы абсолютного (мг $л^{-1}$) и относительного (% насыщения) содержания кислорода в воде Ладожского озера в 2009-2012 гг.

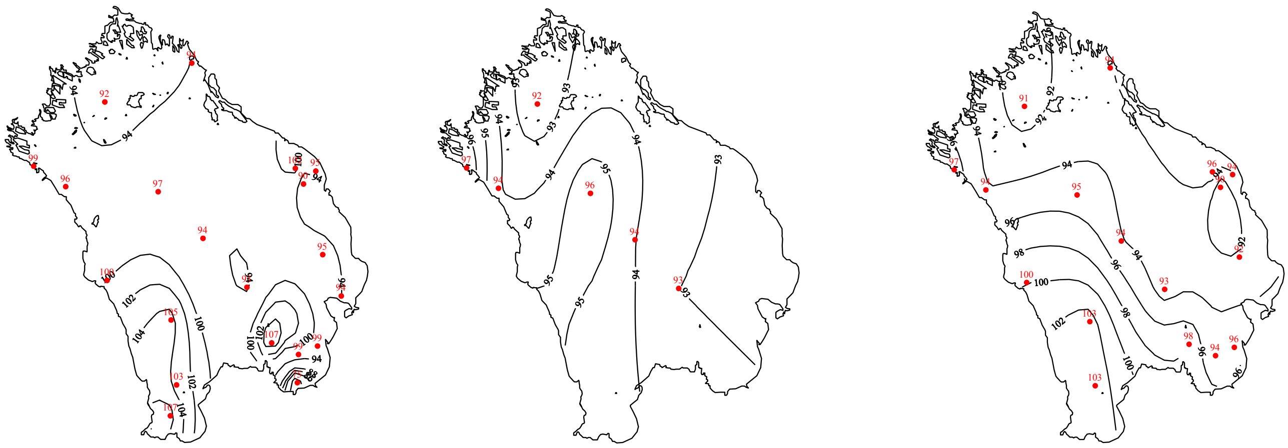
Зона озера	Слой, м	мг $л^{-1}$	%	мг $л^{-1}$	%	мг $л^{-1}$	%
		Весна		Лето		Осень	
Прибрежная	0-дно	6.8-12.6	75-118	9.3-10.6	84-105	8.7-12.0	78-100
Деклинальная	0-10	10.1-12.7	90-119	7.5-11.2	80-111	9.9-12.2	91-103
	10-дно	10.2-12.7	92-103	7.9-11.5	79-104	8.9-12.2	80-103
Профундальная	0-10	10.8-12.9	94-132	8.0-10.4	80-104	10.3-11.4	91-97
	10-дно	11.9-12.9	94-101	8.0-12.1	80-100	10.3-11.9	86-97

Ультра-профундальная	0-10	11.2-12.4	92-130	7.7-10.9	83-105	10.6-11.7	92-99
	10-дно	11.8-12.4	91-98	7.7-12.5	75-100	10.6-11.9	83-100

Пониженное содержание кислорода (75-94%) постоянно отмечается на станциях Волховской губы, особенно на участке вблизи устья реки Волхов, что обусловлено поступлением сюда речных вод, обогащенных значительным количеством органического вещества разного генезиса и затратами кислорода на его деструкцию.

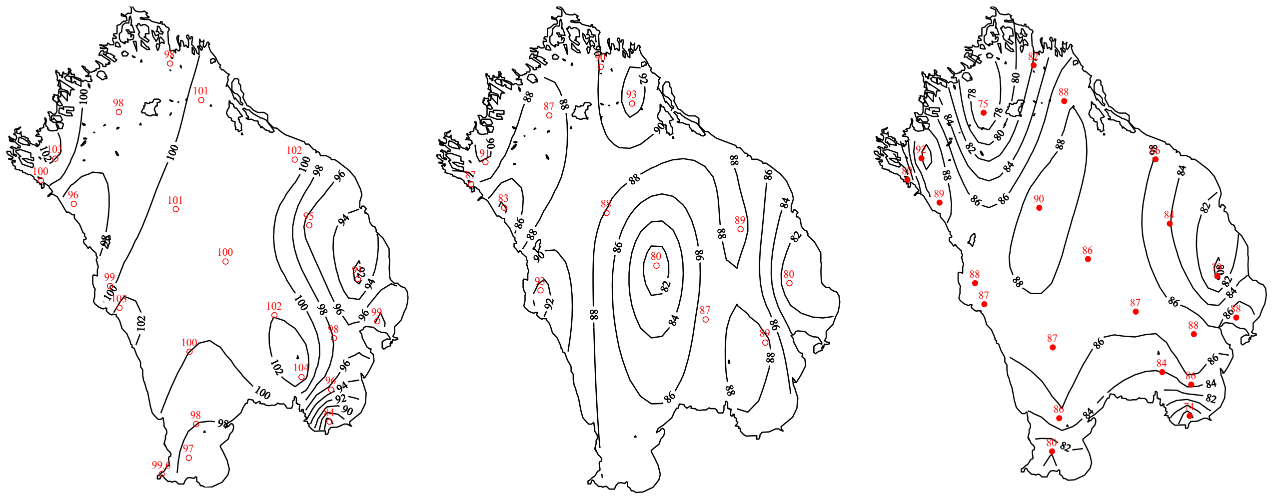
На рисунках 2-4 представлено распределение содержания растворенного кислорода на различных глубинах весной, летом и осенью в 2010 г.

Таким образом, нарушение соотношения продукционно-деструкционных процессов, вызванное развитием процесса эвтрофирования, привело к изменению ряда черт кислородного режима озера. Это выражается в уменьшении в отдельные годы концентрации растворенного кислорода весной по всему столбу воды, значительному снижению относительного содержания его в слое гиполимниона в период летней стагнации, продолжающемуся до периода осеннего перемешивания, пересыщении поверхностных слоев воды кислородом в процессе фотосинтеза.



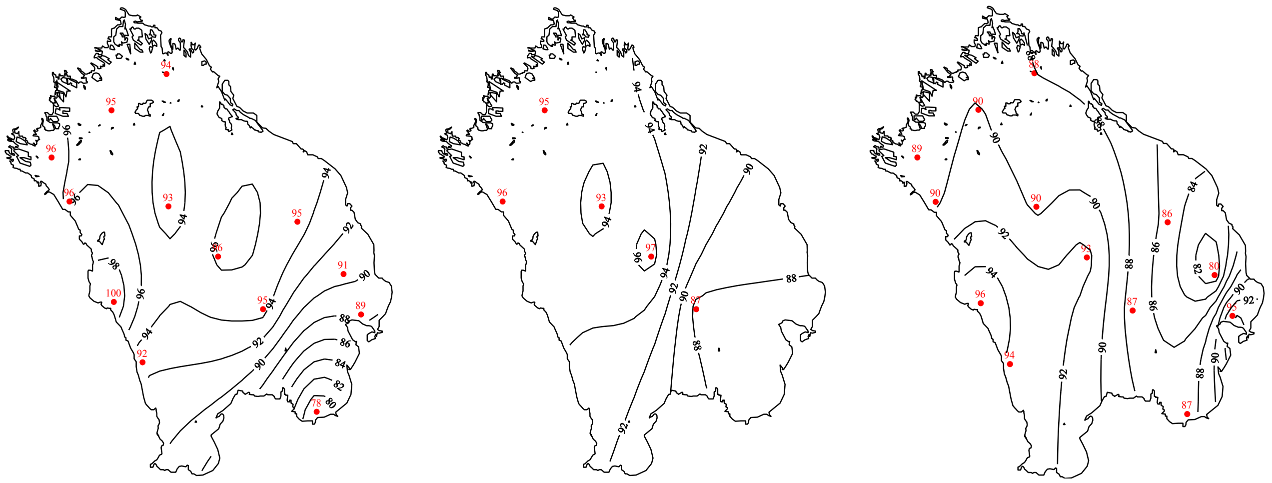
0 метров 10 метров дно

Рис. 3. Пространственное распределение относительного содержания растворенного кислорода (% насыщения) в Ладожском озере в мае 2010 г.



0 метров 10 метров дно

Рис. 4. Пространственное распределение относительного содержания растворенного кислорода (% насыщения) в Ладожском озере в августе 2010 г.



0 метров 10 метров дно

Рис. 5. Пространственное распределение относительного содержания растворенного кислорода (% насыщения) в Ладожском озере в октябре 2010 г.

Величина рН в Ладожском озере в течение 2005-2012 гг. изменялась в пределах 6.1-9.0 при преимущественных значениях 7.3-7.6. Если в 80-х гг. в период развития фитопланктона в трофогенном слое максимальные значения часто достигали 8.5 и более, при нижней границе 7.3-7.4, то в последние годы величина рН даже в период интенсивного развития фитопланктона очень редко превышала 8.1-8.2.

Лето 2010 года характеризуется невысокими значениями рН, максимальная величина только однажды составила 8.0. На станциях профундальной и ультрапрофундальной зон максимальная величина рН в поверхностном слое не превышала 7.8. Невысокие значения рН говорят о том, что, несмотря на необычно жаркую и штилевую погоду летом 2010 г. и высокую температуру воды, процесс развития фитопланктона в этот период был не очень интенсивным. Летом 2012 г. pH воды озера оставались на уровне лета 2010 г., и колебалась в пределах 7.3-8.1, при преимущественных значениях 7.5-7.8. Максимальные значения отмечались на станциях Волховской губы и в Свирской губе. Следует отметить высокую стабильность величин pH в основной водной массе озера в июне 2011 г. – 7.3-7.5 и в августе 2012 г. – 7.5-7.7. В осенний период величина pH выравнивается по акватории озера, и остается практически постоянной от поверхности до дна находясь в пределах 7.1-7.4 в 2009 г., 7.3-7.8 в 2010 г.

В целом значения pH, полученные в воде озера за период 2009-2012 гг. укладываются в пределы, характерные для различных сезонов в крупном глубоководном мезотрофном озере.

Возможность изменения продукционных характеристик озерной биоты на аллохтонном этапе эволюции экосистемы

Проблема прогнозирования изменений видового состава планктона или меры его толерантности при интоксикации солями металлов, оказывается чрезвычайно актуальной. Сложность, в основном, определяется как разнообразием токсичности отдельных металлов и возможной трансформацией их соединений в озерной среде, так и различием откликов организмов на разных сезонных стадиях их существования.

Набор массовых видов водорослей и водных грибов в планктоне разнотипных озер Северо-Запада России, как в естественных условиях, так и при антропогенном воздействии, довольно ограничен. В него входит около 100 видов водорослей, принадлежащих преимущественно к отделам диатомовых, зеленых, сине-зеленых, золотистых, и около 20 видов водных грибов. Водоросли – первичные продуценты, создают в процессе фотосинтеза органическое вещество, обеспечивающее пищевые ресурсы остальных звеньев трофической цепи водоема. Водные грибы, как и бактерии, осуществляют разложение органических веществ, способствуя их минерализации и возвращению в озерные круговороты основных биогенных элементов – фосфора, азота, кремния. Каждая из этих групп организмов играет важную роль в функционировании экосистемы.

Металлы, находящиеся в природных водах в виде различных соединений, можно условно разделить на две группы: биометаллы естественного (Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, V и др.) и антропогенного (Hg, Cd, Cr, Pb, и др.) происхождения. Те и другие в зависимости от их химических свойств и условий среды могут существовать в различных степенях окисления и входить в состав разнообразных неорганических и органических соединений. Эти соединения могут быть истинно растворенными, коллоидно-дисперсными или входить в состав минеральных и органических взвесей, обуславливая тем самым различную миграционную способность металлов в водной экосистеме.

Соли многих металлов (Fe, Cu, Zn, Mn, Ni, Co, V, Cr и др.) проявляют высокую способность к реакциям гидролиза, а входящие в их состав катионы – к реакциям комплексообразования, особенно с органическими соединениями, содержащими доноры электронов – атомы кислорода, серы, фосфора, с которыми центральный ион металла легко образует донорно-акцепторные (координационные) связи. Процессы гидролиза и комплексообразования в природных водах могут быть конкурирующими. Гидролиз приводит, как правило, к образованию малорастворимых соединений – гидроксидов и основных солей. Процессы комплексообразования – к связыванию ионов металлов в растворимых соединениях. При этом некоторые металлы (Fe, Mn) образуют комплексы преимущественно с кислородсодержащими, другие (Cu, Zn, Ni, Co) – с азотсодержащими лигандами. Металлы в высокой степени окисления (Cr, V) находятся в природных водах, преимущественно, в виде анионов соответствующих кислородных кислот, мало способных к реакциям комплексообразования. Доминирование той или иной формы металла и их взаимопереходы при изменении условий среды определяются не только свойствами самих металлов, но также химическими свойствами, структурой и концентрацией комплексообразующих веществ.

К абиотическим факторам водной среды, прямо или косвенно влияющем на биологическую активность и степень токсичности тяжелых металлов, могут быть отнесены: адсорбция на взвешенных частицах и гидроксидах Fe и Mn; образование малорастворимых соединений (карбонатов, фосфатов, сульфидов) и их выпадение в осадок из толщи воды; поглощение и захоронение ионов металлов в донных отложениях; окисление и восстановление металлов, обладающих несколькими степенями окисления в зависимости от pH и окислительно-восстановительного потенциала (Eh) воды (Fe, Mn, Cr); жесткость и щелочность воды; гидролиз и комплексообразование и др. В определенных условиях в различных по химическим характеристикам водоемах каждый из этих факторов может оказаться доминирующим.

Свободные, не участвующие в комплексообразовании ионы тяжелых металлов при концентрациях, превышающих предельно допустимые, в большинстве случаев токсичны для гидробионтов, в то время как ионы, связанные в комплексные соединения, особенно с органическими веществами естественного происхождения или адсорбированные на поверхности взвешенных частиц, даже при высоких концентрациях не обладают токсичными свойствами или же их токсичность резко снижается.

Изменение pH среды существенно сказывается на токсичности не участвующих в комплексообразовании ионов металлов. В большинстве случаев снижение pH обуславливает снижение токсического действия металлов. Для поливалентных металлов pH и Eh среды имеют особое значение. Как правило, металлы в более высокой степени окисления обладают более высокой степенью токсичности.

Токсичность тяжелых металлов находится в прямой зависимости от прочности связывания их в комплексы. В качестве комплексообразователей могут быть неорганические, синтетические хелаты, а также вещества естественного происхождения, в том числе высокомолекулярные (фульво- и гуминовые кислоты). Чем больше значение константы устойчивости комплексного соединения, тем ниже токсичность исследуемого металла. Поэтому в водных экосистемах, богатых содержанием растворенного органического вещества, токсичность солей тяжелых металлов может быть незначительной.

Снижение токсичности тяжелых металлов может происходить не только за счет комплексообразования, то есть подавления активности не связанных в комплексы металлов, но и за счет образования комплексов недоступных для потребления водными организмами. Образование комплексных соединений тяжелых металлов с органическими веществами естественного и природного происхождения может благоприятствовать их проникновению в клеточную мембрану или, наоборот, замедлять этот процесс

Все существующие в настоящее время данные экспериментов и натурных наблюдений, в том числе на Ладожском озере, свидетельствуют о сложном состоянии металлов в природных водах, обусловленном постоянной трансформацией одних форм в другие под влиянием физических, физико-химических, физико-географических и биологических факторов. Сводные за период экспериментальных исследований на Ладожском озере данные о степени токсичности металлов для отдельных организмов планктона и систематических отделов приведены в таблице 5.

Периоды наибольшей толерантности видов к интоксикации ионами металлов (таблица 6), как и следовало ожидать, совпадают с наиболее благоприятными для их развития сезонами.

Анализ приведенных в таблицах сведений позволяет сделать ряд достаточно определенных выводов о разной реакции не только видов, но и систематических отделов водорослей и грибов, на интоксикацию почти каждым из использованных в опытах металлов. Особенно четко видны различия у наиболее токсичных элементов меди и ртути. Медь, токсичная практически для представителей всех отделов, не проявляла даже слабо токсического эффекта в опытах с синезелеными водорослями. Ртуть, напротив, была для синезеленых значительно более токсична, также как и кадмий. Эта же закономерность прослеживалась и у грибов (таблица 7). Ртуть проявляла токсичность ко всем видам. Медь вызывала угнетение развития у всех исследованных видов, за исключением *Debaryomyces cantarellii*.

Полученные таким образом закономерности, наравне с общими представлениями об экологии вида, могут быть положены в основу прогнозирования изменений планктонного сообщества. К настоящему времени экспериментальные данные позволили оценить толерантность более 50 массовых и постоянных видов водорослей ладожского планктона по отношению к высокому содержанию ионов металлов в озерной воде на разных сезонных этапах их вегетации, что дает возможность с достаточной степенью вероятности прогнозировать изменения состава сезонных комплексов фитопланктона.

Таблица 5. Степень токсичности ионов солей металлов для водорослей и водных грибов планктона Ладожского озера.

Виды	Токсичные	Слабо токсичные	Не токсичные
Bacillariophyta			
Asterionella formosa	Cu, Zn, Ni	Cd, Pb	V, Cr, Hg, Ce, Co
Aulacosira islandica	V	-	Hg, Ce, Pb
Diatoma elongatum	Cu, Zn, Co	Cr, Ni	Cd,Hg, Ce, Pb
Fragilaria crotonensis	Cu	Cd, Pb, Zn, Ni, Co	Cr, Hg, Ce, V
Tabellaria fenestrata	-	Cd, Cu, Zn, Ni, Co	Cr, Hg, Pb, Ce
Cyanophyta			

Anabaena flos-aqae	Cd, Cr, Hg, Pb, Zn, Co	Ni	Ce, Cu
Anabaena spiroides f.f.	Cd, Cr, Hg, Pb, Zn, Co	Ni	Ce, Cu
Oscillatoria planctonica	Cd, Hg	Pb, Ce	Cu
Oscillatoria tenuis	Hg, Zn	Cd, Cr, Pb, Ni	Ce, Co, Cu
Woronihinia naegeliana	Hg, Zn	Ni, Cr	Ce, Co, Pb
Chlorophyta			
Dictiosphaerium pulchellum	-	Cr, Ni, Co	Hg
Eudorina elegans	Cu	Cd, Cr, Ce, Zn, Ni, Co	Hg, Pb
Pediastrum duplex	-	Cr, Zn, Ni, Co	Cu, Cd, Hg, Pb, Ce
Sphaerocystis schroeteri	Cu	Cr, Zn, Ni, Co, V	Hg, Pb, Ce
Staurastrum gracile	Cu	Pb, Co, Ni, Ce	Cd, Cr
Tetraspora tenera	Zn	Hg, Pb	-
Xanthophyta			
Tribonema affine	Cu	Cd, Pb, Co	Cr, Hg, Ce, Zn, Ni, V
Dynophyta			
Ceratium hirundinella	Ce, Cu	Cd, Co	Pb, Zn, Ni, Hg
Fungi			
Trichosporon sp.	Ce	Hg, Pb, Cr	Co, Ni, Cu, Zn, V
Debaryomyces canterelli	Ce, Hg, Cr, Cd	Ni, Co	Cu, Zn
Candida kruseii	Cd, Cr, Hg, Ce, Co	-	Ni, V, Zn
Rhodotorula rubra	Ce	-	-

Таблица 6. Сезоны максимальной толерантности водорослей к интоксикации ионами металлов.

Отделы, виды	Cd	Cr	Hg	Cu	Pb	Zn
Bacillariophyta						
Asterionella Formosa	VI,VII,VIII	VI,VII,VIII	-	VIII	VIII	VIII.X
Aulacosira ambigua	VI,VII, VIII	VII.VIII	-	VIII	-	-
A. granulata	-	VIII	VIII	VIII	-	-
A. distans v. alpigena	VII	VII	VII	VII	VII	VII,VIII
A. islandica	V	V,IX,X	V	V	V	V
Fragilaria capucina	-	-	-	VII	VI,VII	-
F. crotonensis	VII,VIII	VIII	-	VIII	VIII	VIII
Sinedra ulna	-	VI	-	-	-	-

Tabellaria fenestrata	VI,VIII	VIII	-	VIII	VI,VIII	VI,VIII
Xanthophyta						
Tribonema affine	-	VIII,X	VIII	VIII	V	VI,VIII
Dinophyta						
Cerathium hirundinella	VIII	VIII	-	-	VIII	VII,VIII
Chlorophyta						
Botriococcus braunii	VII	-	-	-	-	-
Coelastrum cambricum	-	-	-	VIII	-	VIII
Dictyosphaerium pulchellum	VIII	X	-	-	VII	X
Eudorina elegans	-	-	-	-	VIII	VI
Pandorina morum	VIII	VIII	-	-	VIII	VIII
Pediastrum duplex	-	VIII	-	-	-	VIII
Sphaerocystis shroeterii	VI	VIII	-	VIII	-	VIII
Staurastrum gracile	VIII	VIII	-	-	VIII	-
S. lunatum	VIII	IX,X	-	-	VIII	IX,X
Cyanophycea						
Anabaena circinnalis	-	-	VIII	-	-	-
A.flosaquae	-	VIII	VIII	-	-	VIII
A. lemmermanii	VII	-	-	-	-	-
Gloeocapsa turgida	VII	VII	-	-	-	-
Gomphosphaeria lacustris	VII, VIII	-	-	-	VI, VIII	-
Microcystis aeruginosa	X	VIII,IX	VIII	VIII	VIII, X	VIII,X
Oscillatoria tenuis	VI	VIII	-	VIII	VI, VII	VIII,X
Woronichinia naegeliana	X	VIII, IX	-	VIII,IX	X	VIII, IX

Таблица 7. Толерантность водных грибов при интоксикации солями металлов (показатель массовости)

Виды	VI					XI				
	контроль	Cd	Hg	Zn	Cu	контроль	Cd	Hg	Zn	Cu
Mucor circineloides	9	6	-	5	3	6	4	-	4	3
Saprolegnia ferax	6	4	-	3	2	4	3	-	3	2
Aspergilius niger	10	4	-	5	4	5	2	-	3	2
Penicillium notatum	7	5	-	4	3	5	3	-	3	2
Leptomytes lacteus	7	5	-	3	3	3	2	-	1	1
Rhodotorula rubra	25	16	-	14	11	12	8	-	9	7
Fusidium sp	7	4	-	3	3	6	5	-	4	3
Debaryomyces	9	5	-	4	7	5	3	-	3	4

cantarellii										
Candida crusei	8	4	-	6	3	6	4	-	3	2
Cladosporium algarum	5	3	-	4	3	6	3	-	4	2
Trichoderma koningii	8	4	-	4	7	7	5	-	3	2

Разнообразие видового состава планктона формируется в условиях разного радиационного, температурного режима, обеспеченности биогенами и т.д. в различных лимнических зонах на протяжении всего вегетационного периода и определяется экологическими особенностями видов. В период активного роста численности вида начинающего свое развитие в сезонном комплексе в нем преобладают молодые клетки преимущественно первых поколений из возможного для каждого вида числа генераций. В это время водоросли наиболее устойчивы к интоксикации. Экспериментальные данные, полученные в оптимальный для развития популяции каждого вида период можно считать в наибольшей степени характеризующими потенциальную толерантность вида (Рисунки 6 а, б, в).

Вторым условием устойчивости вида к токсическому воздействию ионов металлов является сочетание благоприятных лимнических условий в водоеме: температурного режима, освещенности, динамики водных масс, режима рН, обеспеченности биогенными элементами. Благодаря этому обстоятельству именно исторические доминанты сезонных комплексов фитопланктона водоема, наиболее приспособленные к местным условиям, оказываются и более устойчивыми к интоксикации.

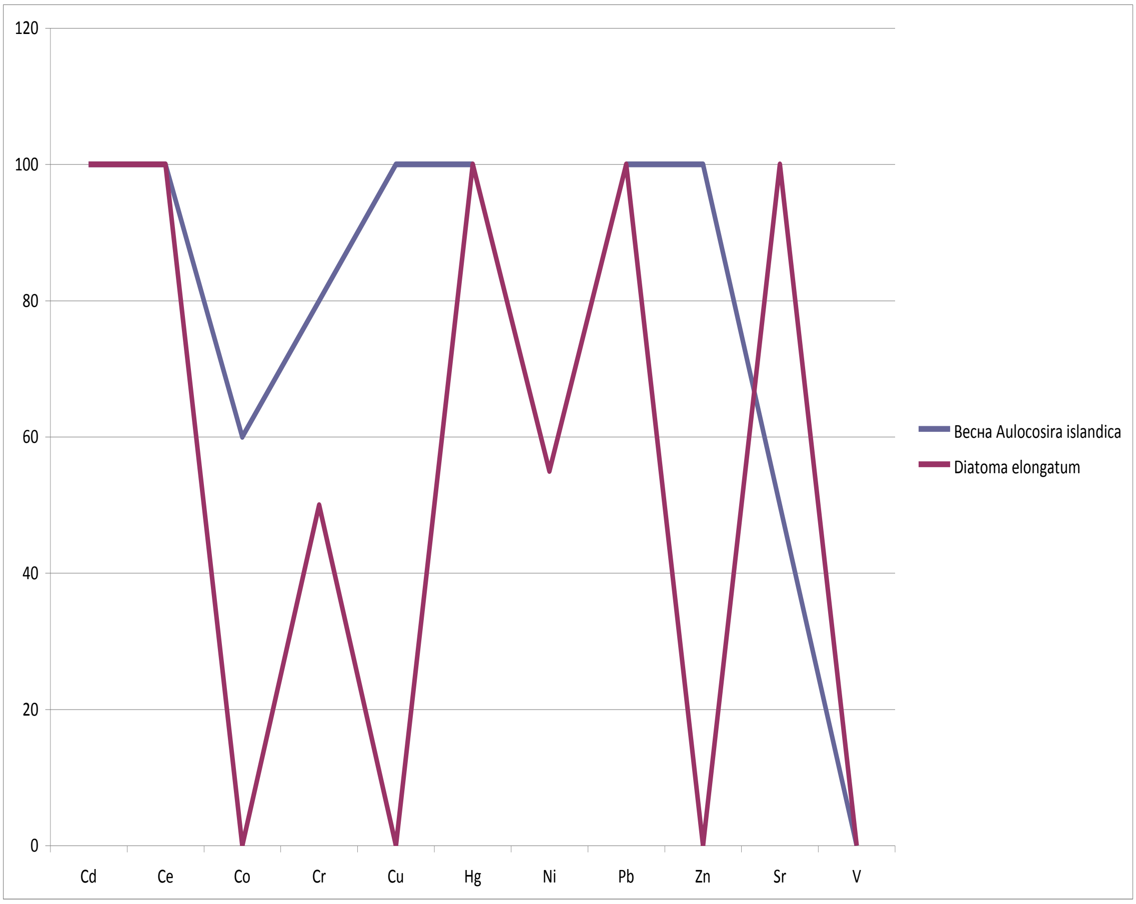


Рис. 6 а. Толерантность постоянных видов водорослей Ладожского планктона по отношению к высокому содержанию ионов тяжелых металлов в озерной воде весной (% живых клеток).

Рис. 6 б. Толерантность диатомовых водорослей Ладожского планктона по отношению к высокому содержанию ионов тяжелых металлов в озерной воде летом (% живых клеток).

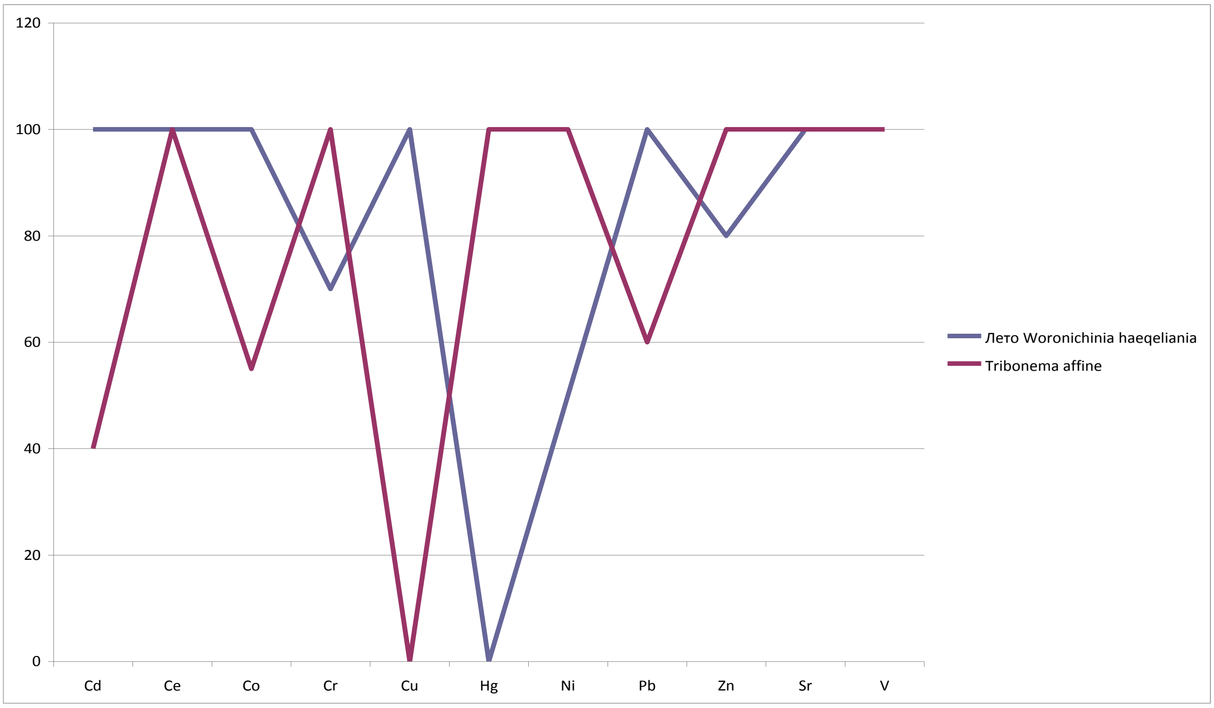


Рис. 6 в. Толерантность массовых и постоянных видов водорослей Ладожского планктона по отношению к высокому содержанию ионов тяжелых металлов в озерной воде летом (% живых клеток).

Массовое развитие водных грибов в Ладожском озере было связано с возникновением дефицита биологически доступного (минерального) фосфора в экосистемных круговоротах в результате интенсивного потребления его водорослями и, в еще большем количестве, бактериопланктоном в ходе антропогенного эвтрофирования озера. Водные грибы способны разлагать наиболее консервативные компоненты растворенного органического вещества речного притока – гуминовые комплексы.

Результаты исследования толерантности водных грибов к высокому содержанию ионов тяжелых металлов представлены в таблице 8. Анализ приведенных в таблице сведений позволяет сделать ряд достаточно определенных выводов о разной реакции видов на интоксикацию почти каждым из использованных в опытах металлов. Особенно четко видны различия у наиболее токсичных элементов меди и ртути. Медь токсична практически для представителей всех отделов. Ртуть токсична для всех участвовавших в экспериментах, видов. Толерантность отдельных видов водных грибов по отношению к ионам металлов определяется, как и у водорослей, помимо физиологических особенностей организмов, многочисленными факторами: обеспеченностью биогенными элементами, температурным режимом водоема, динамикой водных масс и т.д. Логично предположить, что наибольший интерес для прогностических оценок изменений функциональных характеристик планктона под влиянием загрязнения солями металлов представляет степень толерантности к интоксикации именно доминирующих форм. Отклик на интоксикацию планктонных комплексов грибов в период развития полностью зависит от их толерантности к действующим металлам. Многолетние исследования на Ладожском озере позволили получить индивидуальные экологические характеристики большого количества видов водной микофлоры, которые могут служить основой моделирования их поведения в условиях изменения биогенной нагрузки, климатических факторов и интоксикации солями металлов в наиболее распространенных местах промышленных сбросов.

Таблица 8. Толерантность водных грибов при интоксикации солями металлов (показатель массовости).

Виды	контроль	металл								
		Cd	*Hg*	*Zn*	*Sr*	*Co*	*Cr*	*Cu*	*Ce*	*Pb*
Mucor circineloides	8	7	-	6	8	4	4	2	5	2
Saprolegnia ferax	6	2	-	4	5	5	4	2	4	3
Aspergilius niger	8	4	-	6	6	5	4	2	3	4
Penicillium notatum	8	3	-	5	8	4	3	2	5	3
Leptomytes lacteus	4	2	-	3	4	2	1	1	5	1
Rhodotorula rubra	21	17	-	16	25	15	12	9	8	11
Fusidium sp	5	2	-	3	4	3	4	1	4	2
Debaryomyces cantarellii	7	3	-	5	9	4	2	4	3	3
Candida crusei	6	3	-	4	7	2	3	1	2	2
Cladosporium algarum	5	3	-	4	3	3	2	1	3	2
Torulopsis sp	4	3	-	3	5	1	2	1	3	1
Trichoderma koningii	8	4	-	3	6	4	5	2	6	1
Trichosporon sp	9	4	-	6	8	8	6	2	2	7

Задачей следующего этапа экспериментальных исследований был анализ интенсивности токсического эффекта ионов металлов на планктонные организмы в присутствии разных по молекулярной массе фракций гуминовых веществ, выделенных из воды Ладожского озера [57].

Разделение по фракциям с молекулярной массой больше 12000Д и меньше 12000Д проводилось диализом природной воды по методике, разработанной специалистами лаборатории гидрохимии и с их участием [58, 67-68]. Пробы концентрировались вымораживанием. Эксперименты проводились с гуминовыми веществами, не подвергавшимися никакой химической обработке. Выбор катионов металлов для исследования был определен их токсичностью по отношению к планктону, а не их комплексообразовательной способностью.

Полевые исследования проводились на Ладожском озере в летний (июль-август) и осенний (октябрь) периоды, начиная с 2006 года. На разных этапах экспериментов использовались в качестве среды, в которую вносились сгущенный фильтрованием через планктонный газ №70 фитопланктон или культура водных грибов, – озерная вода, общее органическое вещество (TOC) ладожской воды, растворенное органическое вещество (DOC), высоко-молекулярная гуминовая фракция (AHS).

Экспериментальные данные позволяют заключить, что присутствие низкомолекулярной фракции органического вещества снижает токсичность, по крайней мере, некоторых металлов (Таблица 9).

Таблица 9. Токсическое воздействие ионов *Cd* на планктонные водоросли и водные грибы в присутствии разных фракций органического вещества Ладожского озера.

Фон	% живых клеток водорослей	Число пропагул водных грибов / л
Контроль	90	2400
TOC+ Cd	80	3500
DOC+ Cd	80	3600
AHS+ Cd	30	3000
Вода+Cd	70	1000

Существенно отметить, что реакция водорослей – организмов-продуцентов и грибов – участников деструкционных процессов в некоторых случаях противоположна. Таким образом, на этой стадии эволюции озерной экосистемы Ладоги растворенное гуминовое вещество, по-видимому, играет двоякую роль, благоприятствуя в одних случаях деструкционным процессам, в других – продукционным, усложняя тем самым общий отклик экосистемы на эффект интоксикации (таблица 10).

Сопоставление реакции летнего и осеннего планктона говорит о меньшей устойчивости последнего, несмотря на практически одинаковую концентрацию трансформированной низкомолекулярной фракции гуминового вещества (TOC – AHS) в оба сезона.

Таблица 10. Влияние отдельных фракций озерного органического вещества на интоксикацию водорослей свинцом в разные сезоны. Ладожское озеро, ст. 55.

Дата	Доминант	Фон	%живых клеток
27.07.08	*Fragilaria crotonensis*	TOC	100
		DOC	90
		AHS	80
10.10.08	*Tabellaria fenestrata*	TOC	100
		DOC	80
		AHS	30

Таким образом, очевидно, что необходимо знать реакцию на интоксикацию основных доминантов сезонных комплексов, как продуцентов, так и деструкторов, а также их экологические характеристики, чтобы оценить вероятность изменения трофического состояния экосистемы, являющееся наиболее важным для прогностических целей, результатом.

Токсичность тяжелых металлов можно уменьшить применением веществ, образующих с ними прочные неионизирующие водорастворимые комплексы. К таким веществам относится и ряд природных соединений, в том числе гуминовые и фульвокислоты. Гуминовые и фульвиновые кислоты составляют основу органического вещества природных вод. Известно, что они образуют прочные комплексные соединения с присутствующими в воде катионами металлов. В последние десятилетия большое значение придается физиологической активности гуминовых веществ, их транспортной роли в биосфере, аккумуляции или закреплению металлов и пестицидов, фотохимическим природным процессам. Физиологическая активность гумусовых веществ проявляется, например, в их положительном влиянии на функциональное состояние митохондрий и хлоропластов, что способствует активизации дыхания и фотосинтеза. Высокая и многопрофильная активность гуминовых комплексов обусловлена, прежде всего, большим набором функциональных групп, причем не только таких обычных, как карбоксильные, фенольные, спиртовые, но также – хинонных, аминных, амидных, способных к образованию электровалентных и ковалентных связей, внутрикомплексных соединений. Разнообразие и сложность функций, несомненно, обусловлены строением молекул гуминовых комплексов, которые различаются по размерам, а функциональные группы образуют спектр соединений, различающийся по прочности связей с удерживаемыми металлами. Полидисперсность и полифункциональность обеспечивают высокую буферность гумусовых систем в отношении кислотно-основных, кислотно-восстановительных и многих других реакций. Такие системы неизбежно должны регулировать геохимические потоки металлов в биосфере за счет формирования устойчивых, но сравнительно легкорастворимых соединений гуминовых комплексов с катионами металлов, гидроксидами, некоторыми биоорганическими молекулами и др. Протекторная функция заключается в способности гумусовых веществ связывать в малоподвижные и труднодиссоциируемые соединения токсичные элементы.

В полевой период 2009 г. проводились исследования сравнительного влияния общего органического вещества озерной воды (TOC), растворенного органического вещества (DOC) и высокомолекулярной гуминовой фракции 12-14000D (AHS) на толерантность планктонных организмов при интоксикации ионами металлов. Методика постановки опытов была такой же, как в 2007 и 2008 гг. В качестве токсиканта использовалась медь ($CuSO_4$) в концентрации 100мг/л.

Опыты с фитопланктоном проводились на материале интегральных проб, отобранных на станциях профундальной и ультрапрофундальной зон озера (ст.ст. 38, 62, 106) в разгар осеннего периода (3-4 ноября). Это момент развития в глубоководных районах озера вполне сформировавшегося осеннего комплекса планктонных водорослей. В экспериментальном материале доминировали обычные для Ладоги виды: диатомовые – *Aulacosira islandica*, *A. ambigua, Tabellaria fenestrata, Asterionella formosa; синезеленая* – *Woronichinia naegeliana* и желтозеленая – *Tribonema affine*. Всего было выполнено 6 серий опытов с использованием в качестве фона общего органического вещества (TOC), растворенного органического вещества (DOC), высокомолекулярной гуминовой фракции (AHS), каждого из этих компонентов в естественной озерной концентрации и сгущенной в процессе вымораживания в 4 раза. Результаты экспериментов приведены в таблице 11.

Несмотря на осенний период, планктон глубоководных зон был достаточно разнообразен. Присутствие весенне-осеннего вида *Aulacosira islandica* в глубоководных зонах объясняется заносом в процессе перемешивания водных масс из деклинальной зоны, для которой характерен осенний пик в развитии этого вида. Остальные диатомовые – сохранившиеся здесь летние и поздне-летние виды. К поздне-летнему и осеннему планктону относятся его типичные доминанты – *Woronichinia и Tribonema*. По степени толерантности виды в эксперименте четко разделились на летние, для которых медь токсична при всех вариантах в неблагоприятный для их развития сезон, и осенние, угнетенные, но все же сохраняющие некоторое количество живых клеток. *Woronichinia naegeliana*, к тому же, проявила (таблица 10) толерантность при интоксикации ионами меди, свойственную синезеленым водорослям. Эксперимент подтвердил способность низкомолекулярных фракций озерного органического вещества играть, в значительной мере, роль комплексообразователей, снижая токсичность ионов металлов для водорослей в благоприятные для их развития сезоны.

Таблица 11. Влияние разных фракций озерного органического вещества на токсичность ионов меди для водорослей осеннего планктона Ладожского озера. Процент живых клеток.

Отдел, вид	Контроль	TOC	TOCx4	DOC	DOCx4	AHS	AHSx4
Bacillariophyta							
Asterionella formosa	100	0	0	0	0	0	0
Aulacosira ambigua	80	0	0	0	0	-	0
A. islandica	60	0	0	0	0	0	0
Tabellaria fenestrata	100	0	0	0	10	-	-
Xanthophyta							
Tribonema affine	100	0	10	0	10	0	10
Cyanophyta							
Woronichinia naegeliana	90	10	20	20	20	-	10

Для проведения опытов на водных грибах был использован метод глубинного посева воды. Объем пробы в опытах был 5 мл, использовалась агаризованная питательная среда – сусло-агар. С целью задержки роста бактерий к среде добавляли смесь антибиотиков. Опыты проводились в чашках Петри. Засеянные чашки Петри инкубировались в течение недели при температуре 18-24°С, выросшие колонии подсчитывали. Видовое определение культур осуществлялось согласно требованиям определителей [69]. Этот метод позволяет выделить преимущественно грибы с гифальной структурой таллома, ведущие сапрофитный и факультативно биотрофный образ жизни.

Видовой состав был представлен характерным для озера микопланктоном. Это представители 4 классов: *Chytridiomycetes*, *Oomycetes*, *Zygomycetes* и *Deuteromycetes*. Доминировали виды таксономических групп оомицетов и несовершенных грибов, доминирующий комплекс состоял из четырех видов:

Mucor circineloides, Aspergilius niger, Penicillium notatum, Trichoderma viride. Результаты опытов представлены в таблице 12.

Таблица 12. Влияние разных фракций озерного органического вещества на токсичность ионов меди на водные грибы Ладожского озера, (показатель массовости).

Вид	контроль	+CuSO4	TOC	TOCx4	DOC	DOCx4	AHS	AHSx4
Mucor circineloides	6	3	4	4	4	4	5	5
Aspergilius niger	5	2	3	3	3	4	4	4
Debaryomyces cantarellii	5	4	5	5	5	5	5	5
Trichoderma koningii	7	2	3	4	4	4	6	5

Как видно из таблицы 13 при внесении низкомолекулярных фракций наблюдается снижение токсического эффекта солей *Cu* и даже заметная споруляция наблюдаемых видов. Первые результаты подтверждают высказанное ранее мнение, что ГВ с меньшей молекулярной массой обладают большей комплексообразующей способностью, т.е. снижают токсическое действие металлов.

Сообщества фитопланктона больших озер умеренного пояса отличаются значительным видовым разнообразием как на олиготрофной стадии эволюции, так и в период антропогенного эвтрофирования. С процессом антропогенного эвтрофирования в этих водоемах, как уже говорилось, связано также массовое появление водных грибов на стадии возникновения дефицита биологически доступного (минерального) фосфора в результате активизации его потребления водорослями и в еще большем количестве бактериями. Почти весь фосфор озерной экосистемы содержится в водном органическом веществе, преимущественно в наиболее консервативной гуминовой фракции (AHS). Большие глубокие озера гумидной зоны в этой ситуации, по достижении мезотрофного уровня продукционных процессов, от первоначального автохтонного пути эволюции переходят к аллохтонному. В настоящее время Ладожское озеро перешло к новому этапу эволюции - дополнению автохтонного (первичная продукция фитопланктона) источника органического вещества аллохтонным (поступление с водосборного бассейна). Массовое развитие водных грибов, способных разлагать наиболее консервативные формы растворенного органического вещества речного притока – гуминовые комплексы (AHS), ускоряет интенсивность продукционно – деструкционных процессов в экосистеме, пополняя запас биологически доступного фосфора. Одновременно с фосфором в озерный круговорот с формирующейся в значительном количестве низкомолекулярной фракцией (TOC – AHS) поступают и ионы металлов, также первоначально связанные с высокомолекулярной фракцией растворенного органического вещества. Таким образом, на этой стадии трансформации озерной экосистемы растворенное органическое вещество играет двоякую роль, способствуя в одних случаях нейтрализации токсичных металлов антропогенного происхождения, связывая их в гуминовой фракции, в других – увеличивать токсичность среды в процессе формирования низкомолекулярной фракции.

Задачей экспериментов, проведенных на планктоне Ладожского озера, был сравнительный анализ откликов планктонных водорослей и грибов разных сезонных комплексов на интоксикацию ртутью в составе двух разных солей на фоне низкомолекулярной и высокомолекулярной фракций растворенного органического вещества Ладоги. Поскольку в разные сезоны интенсивность трансформации озерного органического вещества в мелководных и глубоководных лимнических зонах различна, в качестве фона в экспериментах было использовано органическое вещество разных зон: станция 1 расположена в мелководной прибрежной зоне, станция 25 в деклинальной, ст. 105 – в ультра-профундальной, наиболее глубоководной зоне.

Отклики водорослей на интоксикацию оценивались по соотношению живых и мертвых клеток (люминесцентный микроскоп МЛД-1), отклики водной микофлоры – по показателям массовости. Как показали результаты экспериментов с планктоном, для весеннего комплекса преимущественно диатомовых водорослей и водных грибов сернокислая ртуть совершенно не токсична. Однако, остро токсична ртуть азотнокислая для всех массовых форм как фитопланктона так и водных грибов, кроме самого холодноводного вида водорослей *Aulacosira islandica*.

В летних экспериментах, при очевидно большей токсичности азотнокислой ртути, все же сказывается преимущество типичных доминантов планктона этого периода: *Aulacosira ambigua, Fragilaria crotonensis, Tabellaria fenestrata, Tribonema affine*. В этой серии особенно интересен остро токсичный эффект в экспериментах с азотнокислой ртутью и фоном низкомолекулярной фракции органического вещества на 25 станции, где летом достигает максимума активности процесс биокаталитического окисления гуминовых комплексов органического вещества воды притоков с формированием низкомолекулярной фракции и, по-видимому, образование свободных ионов металлов. При этом высокомолекулярная фракция AHS оказывается нейтральной. Менее понятен обратный эффект в вариантах с сернокислой ртутью и фоном органического вещества на той же 25 станции. Этот эффект не отмечался в экспериментах с доминирующим комплексом водных грибов.

Осенью в основном проявилось разница в токсичности использованных солей и толерантность доминантов планктона в присутствии сернокислой ртути. Полное отсутствие живых клеток в экспериментах с этой же солью и фоном AHS глубоководной 105 станции вероятно можно объяснить абсолютной консервативностью прошедшего весь цикл летних преобразований наиболее консервативного высокомолекулярного комплекса озерного органического вещества.

Наиболее интересный результат обсуждаемых экспериментов – проявившаяся достаточно очевидно зависимость толерантности планктонных организмов к интоксикации ионами металлов от сезонного состояния озерного растворенного органического вещества.

Для прогноза структуры озерных планктонных сообществ водорослей и водных грибов, которые могут возникнуть под влиянием воздействия тех или иных токсичных металлов, с учетом многообразия видов и их различной экологии, необходимо, в первую очередь получить экспериментально сведения о толерантности организмов к возможным токсикантам. Однако, для оценки последствий смены видового состава сообществ для озерных процессов и качества воды требуются также основные экологические характеристики массовых видов.

Проводившиеся ранее на Ладожском озере исследования продукционных характеристик отдельных видов водорослей и сезонных комплексов фитопланктона с использованием метода авторадиографии [11, 42-45] показали, что продукция доминантов резко преобладает в формировании суммарной первичной продукции комплекса. В весеннем планктоне Ладожского озера продукция *Aulacosira islandica* составляла 80-95%, в летнем, с доминантом *Tribonema affine* – 55-90%, а с массовыми видами синезеленых около 70%. Естественно, что изменение группы доминирующих видов, как и снижение их продуктивности под влиянием интоксикации чрезвычайно важно для суммарной продукции планктона.

Для каждого из массовых видов современных сезонных комплексов фитопланктона были получены коэффициенты ассимиляции фосфора (КАФ), характеризующие потребность в этом элементе, являющемся энергетическим ресурсом продукционного процесса и основным объектом конкуренции между видами.

Экспериментально была получена и аналогичная величина – коэффициент ассимиляции углерода (КАУ), которая позволяет оценить продукционные возможности вида, т.е. прирост продукции на единицу ассимилированного фосфора. В таблице13 представлены имеющиеся в настоящее время данные о реакции массовых видов водорослей – доминантов сезонных комплексов, на интоксикацию ионами металлов и их основные продукционные характеристики.

Таблица 13. Экологические характеристики доминантов основных сезонных комплексов фитопланктона Ладожского озера: толерантность по отношению к интоксикации солями металлов, потребность в фосфоре и прирост продукции на единицу потребленного фосфора.

Сезон	Вид	Токсичный металл	Слаботоксичный металл	Не токсичный металл	КАФ	КАУ
Весна	*Aulacosira islandica*	V	-	Hg, Ce, Pb	2	2
	Diatoma elongatum	Cu, Zn, Co	Cr, Ni	Cd, Hg,Pb, Ce	26	17
Лето	*Asterionella formosa*	Cu, Zn, Ni	Cd, Pb,	V, Cr, Hg, Ce, Co	3	3
	Fragilaria crotonensis	Cu	Cd, Pb, Zn, Ni, Co	Cr, Hg, Ce, V	6	3
	Tabellaria fenestrata	Hg, Cr	Cd, Cu, Zn, Ni, Co	Pb, Ce	4	2
	Oscillatoria tenuis	Hg, Zn	Cd, Cr, Pb, Ni	Ce, Co, Cu	133	51
	Woronichinia naegeliana	Hg, Pb	Ni, Cr	Ce, Co, Pb	115	34
	Tribonema affine	Cu	Cd, Pb, Co	Cr, Hg, Ce, Zn, Ni, V	59	19
	Sphaerocystis schroeteri	Cu	Cr, Zn, Ni, Co, V	Hg, Pb, Ce	20	55

Полученные данные демонстрируют существенные различия возможной реакции планктона на интоксикацию в разные сезоны. В однородном по видовому составу, ограниченному температурным режимом озера, весеннем планктоне изменения могут быть связаны, скорее всего, с реакцией доминанта на интоксикацию. В летний период возможно огромное количество вариантов, определяемое сменой доминантов и, в результате, кардинальным изменением как степени толерантности сообщества к интоксикации, так и итоговыми продукционными характеристиками.

Заключение к части I

Водосборный бассейн Ладоги расположен, преимущественно, в поясе тайги и субарктического редколесья. Для водоемов этой широтной зоны характерен гумидный тип лимногенеза. При гумидном типе лимногенеза образующиеся на водосборе при разложении органики в условиях неполного доступа кислорода гуминовые кислоты аллохтонного происхождения формируют направление физико-химического обмена веществ в озерах. При естественной эволюции экосистемы в озерах этой зоны автохтонная первичная продукция фитопланктона невелика, т.к. ограничивается температурными и световыми условиями, а также низкими концентрациями фосфора в природных водах. Низкая минерализация воды озер этого региона определяет их принадлежность к мезотрофному подтипу гумидного типа лимногенеза. В небогатой бикарбонатами воде таких водоемов не хватает щелочноземельных оснований для нейтрализации органики гумусовых кислот, как поступающих с водосбора, так и формирующихся в озерных процессах. Как показали исследования на водоемах средних размеров, по мере роста продуктивности в процессе естественного эвтрофирования в таких озерах ежегодно формирующиеся автохтонное органическое вещество лишь в небольшой степени минерализуется, часть его гумифицируется в донных отложениях. Образующиеся гумусовые кислоты разлагают гидрокарбонаты, вызывая подкисление воды и уход щелочноземельных оснований в осадок, что делает их баланс в озерном круговороте отрицательным. Изменение кислотности среды стимулирует переход от мезотрофной стадии к процессу дистрофикации. В.Н. Абросов [70] предположительно отнес Ладожское и Онежское озера к водоемам гумидного типа лимногенеза в его мезотрофном варианте, оговариваясь, что огромные размеры этих водоемов, должны естественно, сказываться на особенностях их эволюции.

Процесс антропогенного эвтрофирования Ладожского озера на современном этапе позволяет допустить вероятность именно такой тенденции, хотя во многом и отличается от эволюции озер меньших размеров.

Рост концентрации фосфора в воде Ладожского озера стимулировал быстрое накопление в водоеме автохтонного органического вещества. Годовой прирост автохтонной органики скоро стал равен и даже несколько превысил ее аллохтонное поступление, что было бы невозможно при естественной эволюции озера. Первый этап, характеризовавшийся ростом первичной продукции в соответствии с высокой обеспеченностью фосфором, благодаря этому, сопровождался достаточно адекватным увеличением активности бактериальных сообществ. В первую очередь изменения происходили в прибрежной и деклинальной зонах, сходных во многом с озерами средних размеров. Затем стали проявляться особенности огромных масштабов водоема и разные функциональные роли лимнических зон. По мере увеличения продуктивности фитопланктона и активности бактериопланктона в глубоководных зонах все большее значение приобретали масштабы озерной водной массы и ее сезонное деление на временно изолированные области: теплоактивную и теплоинертную в периоды нагревания и охлаждения озера и летние эпилимнион и гиполимнион. Высокая продуктивность весеннего фитопланктона в теплоактивной области и перенос весеннего автохтонного и аллохтонного органического вещества в глубоководные зоны способствовал интенсификации деструкционных процессов в гиполимнионе уже на ранних этапах эвтрофирования. Запас биологически доступного фосфора в первую очередь был исчерпан в эпилимнионе в результате совместного потребления водорослями и бактериями, что привело к возвращению роли доминантов менее фосфоролюбивым традиционным ладожским видам водорослей, к тому же, лучше приспособленным к неблагоприятному термическому режиму озера. Это определило сохранение достигнутого ранее высокого уровня первичной продукции и, в дальнейшем продукция фитопланктона регулировалась, в основном, радиационным режимом и погодными условиями. При этом, годовое количество автохтонного органического вещества оставалось по-прежнему равным аллохтонному поступлению. Деструкционных возможностей бактериопланктона по мере возрастания «внутреннего дефицита» фосфора в эпилимнионе оказалось недостаточно, поэтому свободная жизненная ниша была занята микрофлорой, к тому же, способной к утилизации части консервативной органики, в том числе, гуминовых комплексов. В результате деструкционные процессы в большей степени трансформировали озерное органическое вещество, о чем свидетельствовало почти полное исчезновение лабильной фракции. В гиполимнионе глубоководных зон деструкционные процессы поддерживались первоначально, преимущественно, переносом весеннего аллохтонного и автохтонного вещества в центральные области озера из прибрежных зон, а затем, по мере роста продуктивности собственного эпилимниона, поступлением органического вещества летнего планктона в процессе осеннего перемешивания. Большое значение приобрели масштабы деструкции в зимний период, когда более холодостойкие по сравнению с бактериопланктоном водные грибы получили значительное преимущество. Усложнение конкурентных отношений между организмами – деструкторами при недостаточном темпе регенерации фосфора для поддержания продукционно-деструкционного равновесия привели к возникновению сезонных и межгодовых колебаний пула растворенного органического вещества сопровождавшихся все большим вовлечением в озерный круговорот его гуминовой фракции. На этом этапе трансформации экосистемы в наибольшей степени проявилось отличие гипотермического водоема с огромной емкостью трофолитической области гиполимниона профундальной и ультрапрофундальной зон от неглубоких озер эпитермического типа. Наиболее низкое содержание гуминовых веществ отмечалось летом в гиполимнионе двух глубоководных зон. Уменьшение доли высокомолекулярной фракции гуминового вещества противоположно процессу дистрофикации и, очевидно, замедляет его. Однако, происходящее в озере разрушение буферной системы пула консервативного органического вещества гуминовых комплексов безусловно является чрезвычайно опасным симптомом. Постоянное вовлечение части консервативного гуминового вещества и содержащегося в нем фосфора в озерный круговорот в данном случае так же поддерживает интенсивность биологических процессов, как и рост «внутренней» фосфорной нагрузки в неглубоких водоемах за счет фосфора донных отложений на эвтрофной стадии эволюции.

Резкое снижение поступления фосфора в озеро после 1996г. увеличило дисбаланс экосистемы. В настоящее время наиболее опасным явлением представляется возрастающая амплитуда межсезонных колебаний содержания гуминовой фракции в озерном органическом веществе – буферном звене озерной экосистемы. Отмечено также снижение концентрации высокомолекулярной гуминовой фракции в глубоководных зонах озера от 8.0-7.0. мгС/л в 1995-1998 гг. до 8.1-6.1 мгС/л в 2003 г.

По своему ландшафтному положению Ладожское озеро должно относиться к водоемам гумидного типа лимногенеза в его мезотрофном варианте. Однако, размеры Ладоги и принадлежность к гипотермическому типу водоемов, сохранившиеся при антропогенном эвтрофировании, в отличие от естественной эволюции озер, способствуют огромному преобладанию трофолитических областей над трофогенными в объеме озера. В результате потребность организмов деструкторов в фосфоре и их способность к глубокой трансформации органического вещества приводят в настоящее время не к накоплению гуминовой фракции растворенного органического вещества и дистрофикации озера, а к вовлеченипю все большей его части в озерный круговорот. Поступление дополнительного биологически доступного фосфора, равно благоприятное для организмов продуцентов и деструкторов, автоматически поддерживает дисбаланс экосистемы.

Дисбаланс процесса трансформации органического вещества стимулировал продолжающееся ухудшение кислородного режима озера. Так концентрации кислорода в придонном слое воды (150 м – дно) части станций ультрапрофундальной зоны в октябре 2003 года снизились до 79-76%. Такие же низкие концентрации кислорода в придонном слое отмечены на глубинах 100 и 80 м, а также в Якимварском и Сортавальском заливах.

Анализ изменений экосистемных процессов в Ладожском озере на современном этапе свидетельствует о том, что их дисбаланс не только не уменьшился при снижении фосфорной нагрузки, но значительно возрос, охватив основную озерную водную массу глубоководных зон. Самым неблагоприятным симптомом является, безусловно, разрушение гуминовой фракции – буферного компонента растворенного органического вещества – основы стабильности экосистемы. Сформировавшаяся к настоящему времени активность биоты способна, при дефиците доступных форм фосфора в воде, пополнять его запас, вовлекая часть консервативной, высокомолекулярной фракции Сорг. в озерный круговорот. Небольшая, но определенная тенденция уменьшения минимальных концентраций гуминовой фракции от 90-х к 2000 годам очевидна.

Уровень первичной продукции с середины 80-х годов практически не меняется, достигнув, вероятно, предельных значений, возможных при условиях освещенности, ограниченных широтным положением озера и цветностью его воды.

Определяющими в настоящее время являются деструкционные возможности экосистемы. Сообщества организмов-деструкторов испытывают в наибольшей степени дефицит фосфора, как его основные потребители. Пополняя недостаток фосфора, они все более активно разрушают консервативные компоненты растворенного органического вещества. В то время как в озерах меньших глубин, эпитермического типа, эвтрофирование приводит к обмелению и усилению роли обмена биогенными элементами с донными отложениями, в гипотермическом Ладожском озере вся напряженность продукционно-деструкционных взаимодействий развивается в водной толще, преимущественно, в профундальной и ультрапрофундальной зонах. Именно здесь в наибольшей степени вовлекается в озерный круговорот гуминовая фракция растворенного органического вещества.

Изменение в составе бентических сообществ глубоководных зон, наблюдающиеся в 2000–е годы [40] свидетельствует о продолжающихся серьезных нарушениях самых консервативных компонентов биоты в озере. Постоянное снижение концентрации кислорода в придонных слоях воды, в настоящее время преимущественно в глубоководных зонах, подчеркивает опасность создающейся ситуации.

ЧАСТЬ II. АССИМИЛЯЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ОЗЕРНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

(В.В. Меншуткин)

1. Введение

Ассимиляционный потенциал – это способность природной территории или акватории, занятой сообществом организмов, без потери устойчивости разлагать природные или антропогенные вещества (отбросы, отходы) и устранять их вредное действие, вовлекая их в биохимический круговорот [71-73]. Настоящая работа посвящена частной проблеме определения ассимиляционного потенциала озер с учетом только случая сброса биогенных элементов. В качестве инструмента исследования принят метод имитационного моделирования, причем используется простейшая модель озерной экологической системы без учета вертикальной и пространственной неоднородности. Такое упрощение задачи сделано исключительно для возможности наглядного понимания происходящих процессов. Применение более близких к реальности моделей или даже натурных объектов (например, [74] для Ладожского озера) создает большие трудности в идентификации модели и интерпретации результатов ее исследования. Иными словами, жертвуя реалистичностью и привязкой к конкретному природному объекту, делается попытка упрощенного понимания процессов, происходящих в озерной экосистеме при сбросе в нее загрязняющих веществ.

2. Описание модели озерной экологической системы

Рассматриваемая модель выполнена при помощи языка моделирования STELLA [75]. Блок-схема модели приведена на рис. 1. Переменными, определяющими состояние экосистемы в данный момент времени являются: концентрация биомассы фитопланктона (PHYTO), зоопланктона (ZOO) и бактерий (BACT), а так же концентрация в воде неорганического фосфора (P) и взвешенного мертвого органического вещества (DETR). Все эти величины выражаются в мг содержания фосфора (в неорганическом виде или в составе живого или неживого органического вещества) в кубическом метре воды озера. Временной шаг модели принят равным одним суткам.

$$PHYTO(t) = PHYTO(t - dt) + (PROD - PHYTOMORT - ZOOCONSP)*dt \quad (1)$$

Изменение биомассы фитопланктона во времени описывается уравнением (1), где PROD – первичная продукция, PHYTOMORT – естественное отмирание фитопланктона, ZOOCONSP – выедание фитопланктона зоопланктонными фильтраторами. Первичная продукция вычисляется согласно закону Либиха, минимум доступного неорганического фосфора (P), световых условий (LIGHT) максимального коэффициента удельной продукции (KPHYTOPROD).

$$PROD = MIN(P, LIGHT, PHYTO*KPHYTOPROD) \quad (2)$$

Процесс отмирания фитопланктона описывается при помощи коэффициента естественной смертности – KPHYTOMORT.

$$PHYTOMORT = PHYTO*KPHYTOMORT \quad (3)$$

Поедание фитопланктона зоопланктонными фильтраторами описывается как минимум доступного корма (KPHYTOZOO) и пищевые потребности потребителей корма. Учитывается зависимость интенсивности питания от температуры (KTEMP = 2.3^((TEMP-20)/10)).

$$ZOOCONSP = MIN(PHYTO*KPHYTOZOO, ZOO)*KTEMP \quad (4)$$

Изменение биомассы зоопланктона во времени описывается уравнением (5), где учитывается питание зоопланктона за счет фитопланктона (ZOOCONSP) и за счет мертвого органического вещества – детрита (ZOOCONSD), а так же естественна смертность зоопланктона (ZOOMORT) и поедание его рыбами – планктофагами (FISHCONS).

$$ZOO(t) = ZOO(t-dt) + (ZOOCONSD + ZOOCONSP - ZOOMORT - FISHCONS)*dt \quad (5)$$

Потребление зоопланктоном детрита определяется аналогично потреблению фитопланктона (6), а смертность аналогично отмиранию фитопланктона (7).

$$ZOOCONSD = MIN(DETR*KDETRZOO, ZOO)*KTEMP \quad (6)$$

$$ZOOMORT = ZOO*KZOOMORT \quad (7)$$

Изменение биомассы бактерий во времени описывается уравнением (8), где учитывается питание бактерий за счет детрита (BACTCONS) и регенерация неорганического фосфора в процессе жизнедеятельности бактерий (BACTREG).

$$BACT(t) = BACT(t-dt) + (BACTCONS - BACTREG)*dt \quad (8)$$

Эти величины определяются по соотношениям:

$$BACTCONS = DETR*KDETRBACT*KTEMP \quad (9)$$

$$BACTREG = BACT*KBACTP*KTEMP/DEPTH \quad (10)$$

Изменение концентрации детрита во времени описывается уравнением (11), где учитывается процесс захоронения детрита в виде донных отложений (SEDIMENT, 12).

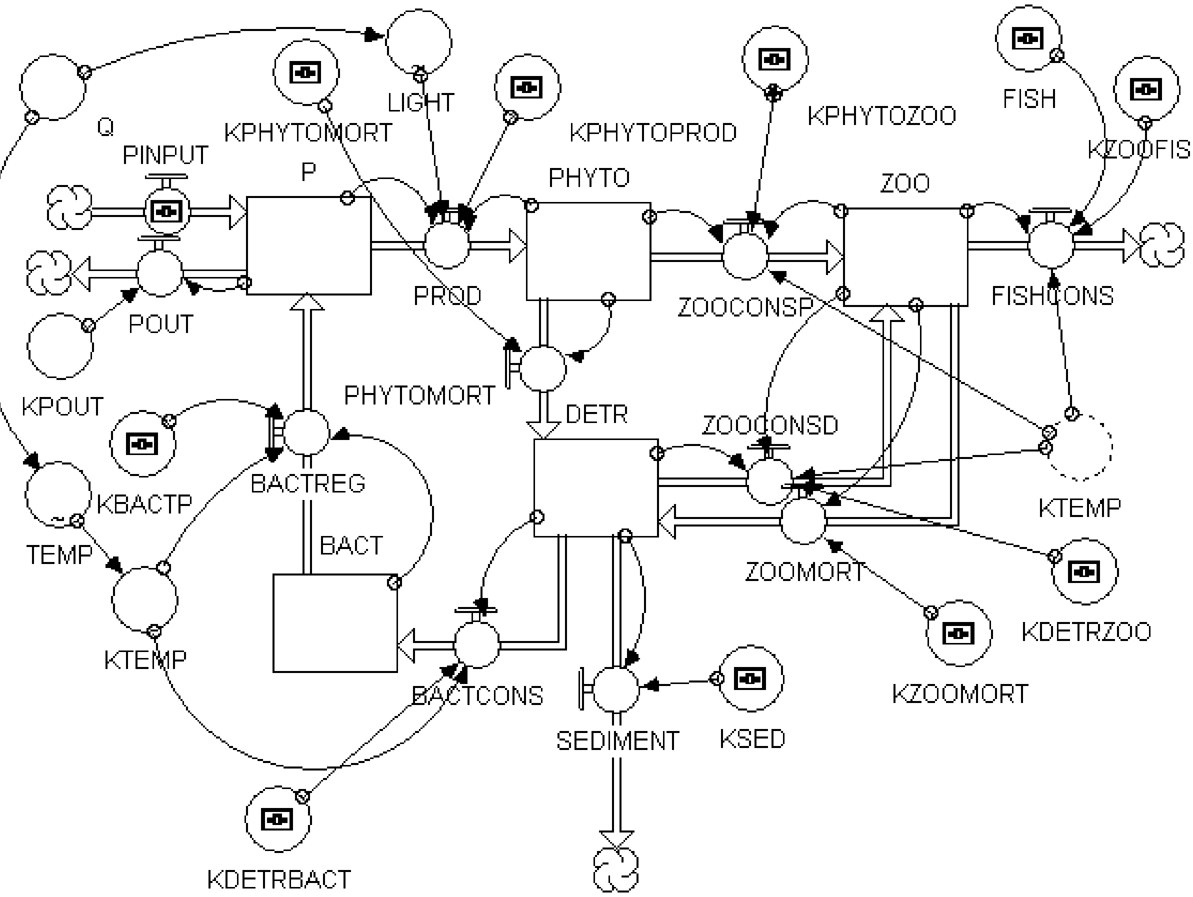


Рис. 1. Блок-схема модели экосистемы озера

Изменение концентрации детрита во времени описывается уравнением (11), где учитывается процесс захоронения детрита в виде донных отложений (SEDIMENT, 12).

$$DETR(t) = DETR(t-dt) + (PHYTOMORT + ZOOMORT - ZOOCONSD - BACTCONS)*dt \quad (11)$$

$$SEDIMENT = DETR * KSED / DEPTH \quad (12)$$

KSED – скорость осадконакопления в м/сут, DEPTH – средняя глубина озера.

Баланс неорганического фосфора, растворенного в воде помимо потребления в процессе фотосинтеза (PROD) и регенерации его бактериями (BACTREG), включает в себя поступление фосфора с водосбора и от точечных источников (PINPUT), а так же вынос фосфора при стоке из озера (POUT).

$$P(t) = P(t-dt) + (BACTREG + PINPUT - PROD - POUT)*dt \quad (13)$$

$$POUT = P(t-dt)*(OUTFLOW / (DEPTH*SURFACE)) \quad (14)$$

OUTFLOW – сток из озера, SURFACE – площадь озера.

3. Исследование модели озерной экологической системы

Модели экологических систем озер, имеющие, сходство с моделью, описанной в предыдущем разделе, подвергались многократному исследованию [76-79]. В данном случае, в связи с определение ассимиляционного потенциала озер, будут рассматриваться только устойчивые, равновесные состояния экологической системы и основное внимание будет уделено характеристикам экосистемы, выберем максимальную концентрацию биомассы фитопланктона.

При периоде условного водообмена озера, не превышающим 5 лет, экосистема приходит из произвольного, но правдоподобного, состояния к равновесному состоянию примерно за 10 лет. Именно такой период переходного процесса использовался во всех дальнейших экспериментах при смене внешних воздействий на экологическую систему или ее внутренних параметров.

На рис. 2 представлена зависимость максимальной концентрации фитопланктона от фосфорной нагрузки (PINPUT). Сразу обращает на себя внимание тот факт, что с ростом фосфорной нагрузки максимальная биомасса фитопланктона растет только до некоторого предела, а затем стабилизируется за счет резкого роста биомассы зоопланктона при постоянном давлении со стороны рыб планктофагов. Достаточно увеличить численность рыб, и максимальная биомасса фитопланктона резко возрастает, а биомасса зоопланктона возвращается к обычным величинам. Рассмотренный пример наглядно показывает, насколько внимательно следует относиться к конструкциям даже простейших моделей.

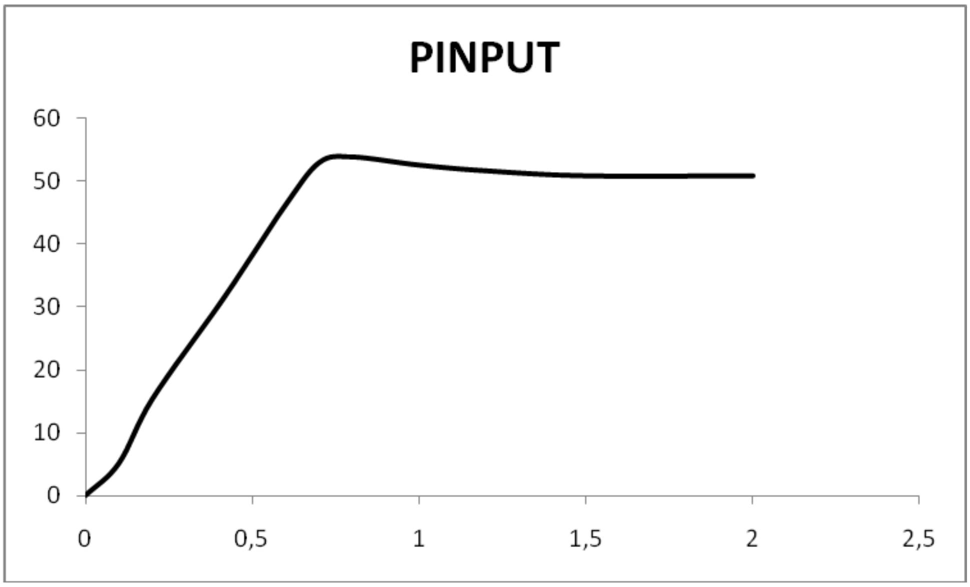


Рис. 2. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от фосфорной нагрузки (PINPUT)

Коэффициент, характеризующий соотношение продукции и биомассы фитопланктона (KPHYTOPROD) только при своих высоких значениях стимулирует рост максимальной биомассы фитопланктона (рис. 3). При относительно низких значениях этого коэффициента бимомасса фитопланктона лимитируется концентрацией неорганического фосфора, растворенного в воде.

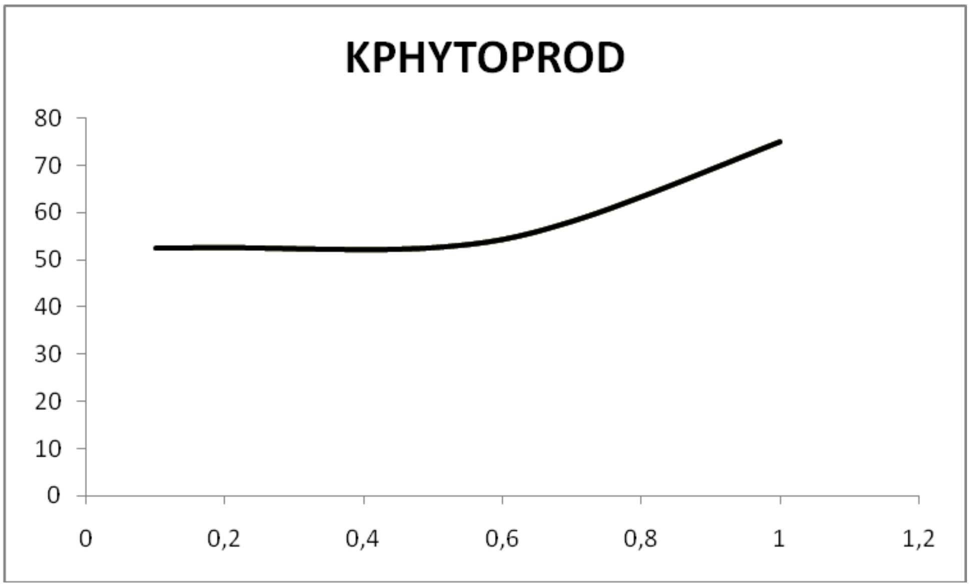


Рис. 3. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от коэффициента удельной продукции фитопланктона (KPHYTOPROD)

Повышение интенсивности естественного отмирания фитопланктона (KPHYTOMORT) приводит к сокращению максимальной биомассы фитопланктона, как это следует из данных рис. 4. В противоположность этому, повышение интенсивности естественного отмирания зоопланктона (KZOOMORT) приводит к сокращению максимальной биомассы фитопланктона (рис. 5).

Изменение активности рыб–планктофагов, при сохранении постоянства всех остальных параметров экосистемы и фосфорной нагрузки, мало сказывается на величине максимальной биомассы фитопланктона (рис. 6).

По данным рис.7 можно заключить, что усиление интенсивности потребления детрита бактериями (KDETRBACT) ведет к росту максимальной биомассы фитопланктона.

Увеличение скорости седиментации (KSED) ведет к уменьшению максимальной биомассы фитопланктона (рис.8). Рост интенсивности потребления зоопланктона рыбами – планктофагами (KZOOFISH), наоборот, приводит к росту максимальной биомассы фитопланктона за счет сокращения величины фильтрации зоопланктоном одноклеточных водорослей, взвешенных в воде.

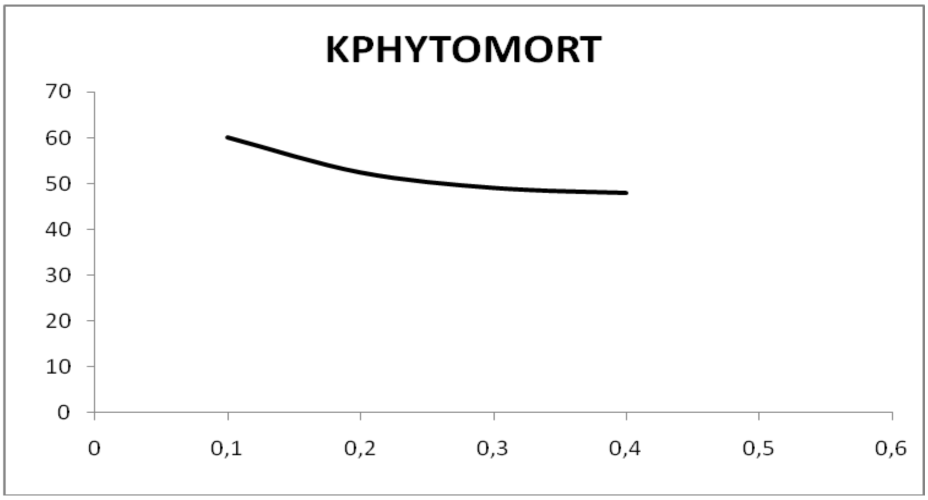


Рис. 4. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от коэффициента естественной смертности фитопланктона (KPHYTOMORT).

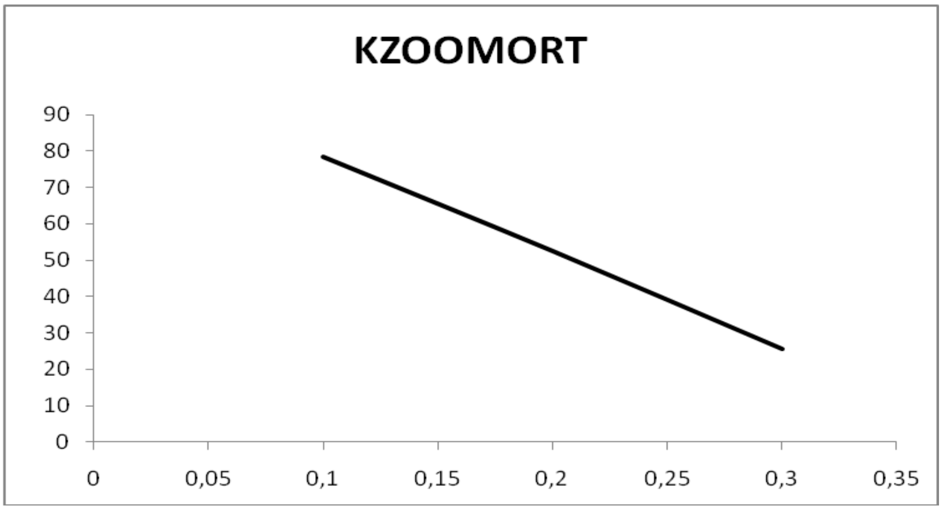


Рис. 5. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от коэффициента смертности зоопланктона (KZOOMORT).

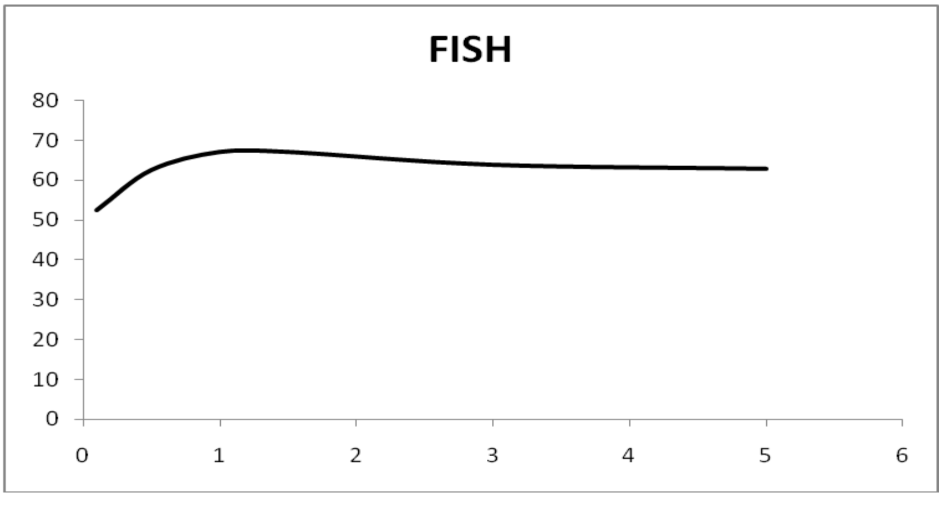


Рис. 6. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от интенсивности потребления зоопланктона рыбами (FISH).

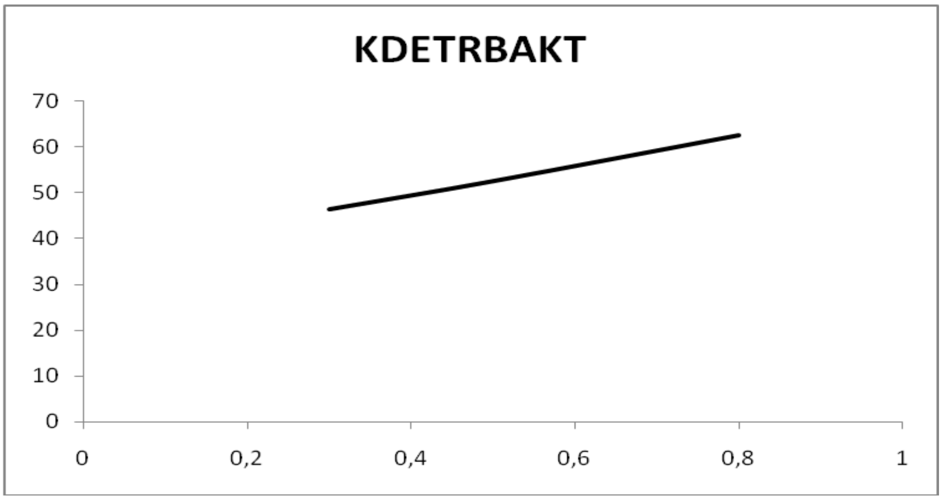


Рис. 7. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от интенсивности потребления детрита бактериями (KDETRBACT).

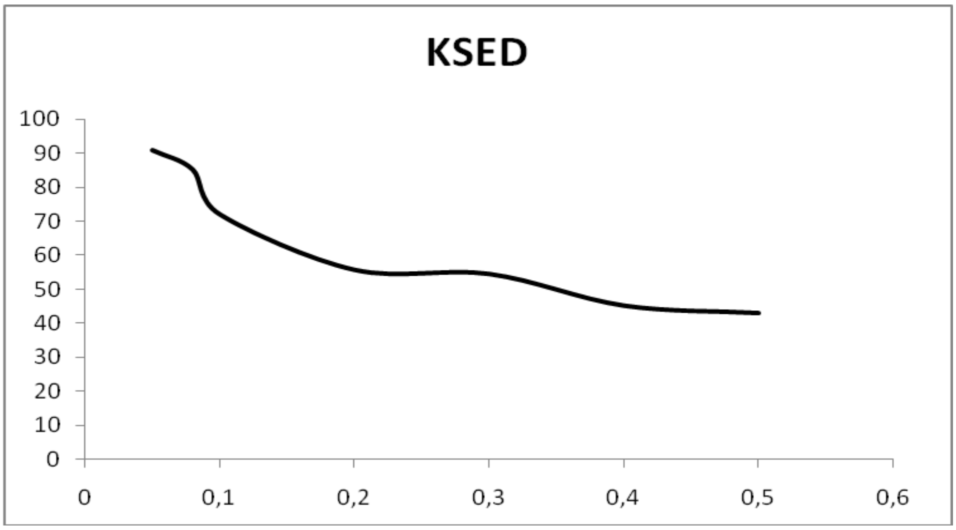


Рис. 8. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от скорости осадконакопления (KSED).

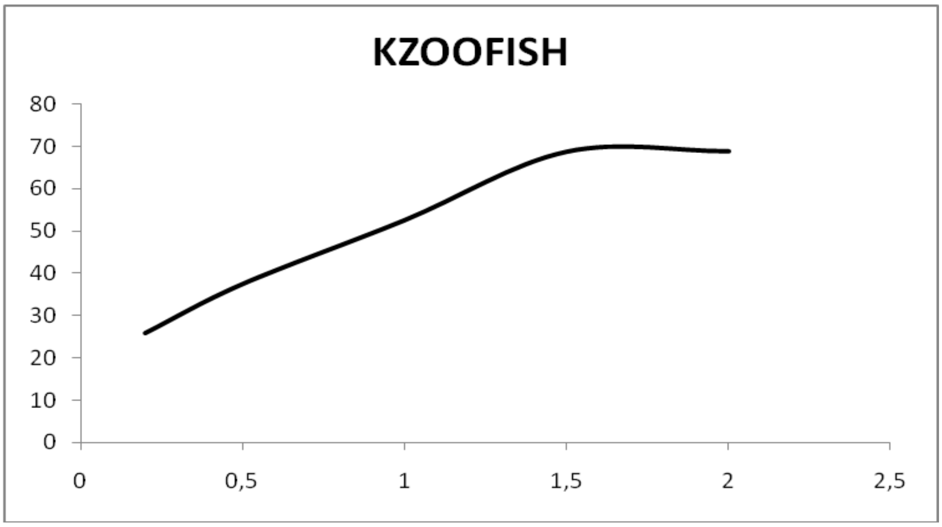


Рис. 9. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от интенсивности потребления зоопланктона рыбами (KZOOFISH).

Вынос клеток фитопланктона со стоком воды из озера существенно снижает максимальную биомассу фитопланктона только при высокой проточности озера (низких значениях периода условного водообмена KWC), что показано на рис. 10.

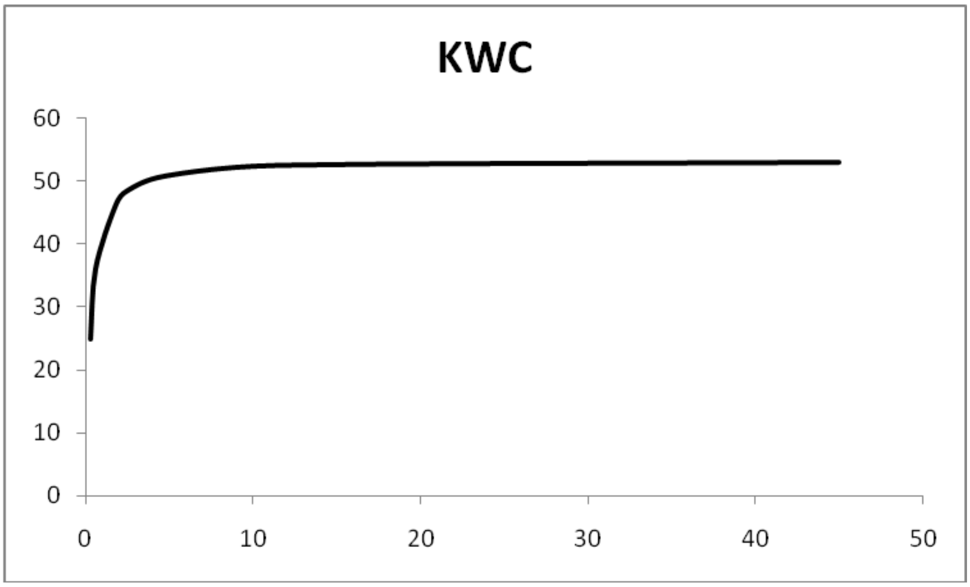


Рис. 10. Зависимость максимальной концентрации фитопланктона от периода условного водообмена в годах (KWC).

4. Модель управления озерной экологической системой при наличии источников загрязнения

Модель озерной экологической системы, рассмотренная в предыдущем разделе, послужила основой для исследования процесса управления качеством воды в озере при наличии сбросов загрязняющих веществ. В качестве первого приближения рассматривается случай, при котором имеется только один источник загрязнения, и в качестве загрязнителя рассматривается биогенный элемент, участвующий в процессе фотосинтеза водорослей.

На рис. 11 представлена укрупненная блок-схема модели. При имитации источника загрязнения предполагается, что выбросы составляют некоторую долю от общей продукции. Эта доля (KPLANTPOLL) может изменяться, что зависит от технологии производства. Снижение этой доли, требует дополнительных затрат. Сбросы в озеро могут подвергаться очистке(KCLEAN), причем затраты на очистку нелинейно зависят от степени этой очистки.

Критерием качества воды в первом приближении принята концентрация фитопланктона. При этом, во внимание принимаются только максимальные значения этой переменной в течение года при установившемся режиме.

Превышение этой величины предельно допустимого значения (WQS) служит сигналом для передачи информации об этом (DWQ) из подмодели MONITORING к подмодели управления (MANAGEMENT). Здесь вырабатываются рекомендации для источника загрязнения о необходимости увеличения степени очистки (KCLEAN).

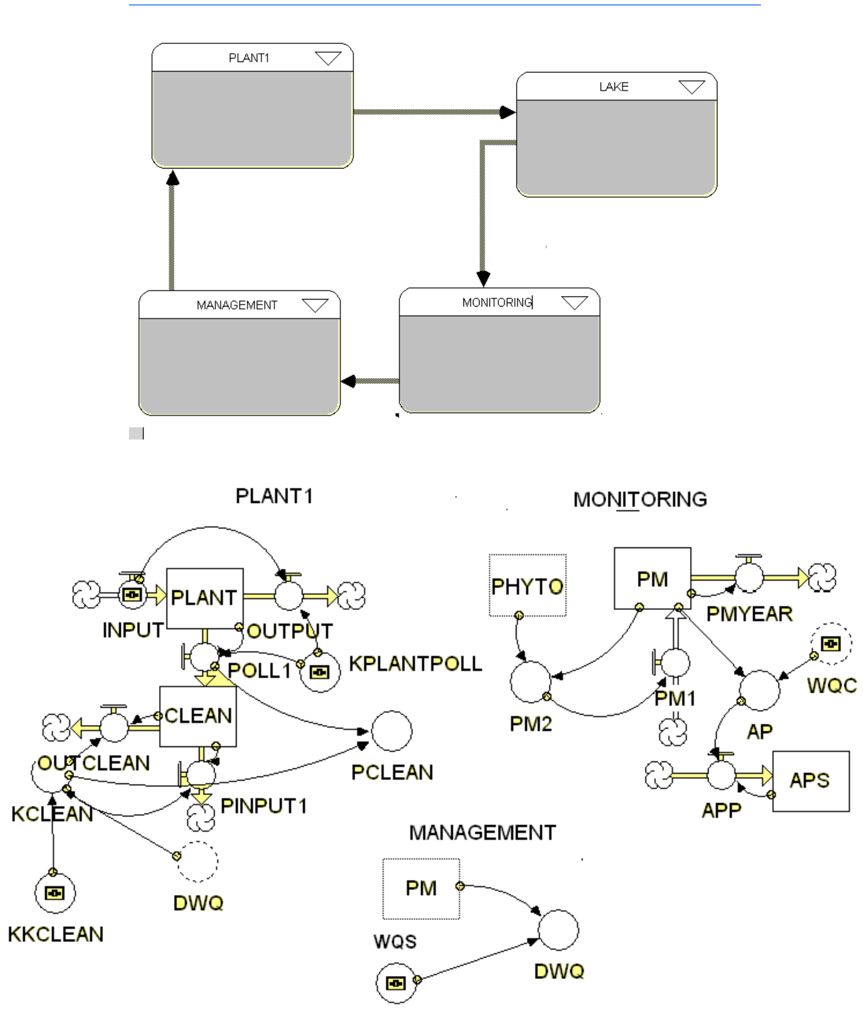


Рис. 11. Блок-схема модели управления качеством воды озера.
PLANT1 – источник загрязнения, LAKE – экосистема озера, MONITORING – наблюдение за состоянием экосистемы озера и обработка данных, MANAGEMENT – принятие решений о введении санкций и изменения режима работы источника загрязнений

На рис. 12 и 13 показана годовая динамика биомассы фитопланктона при различной степени регенерации фосфора бактериями в экосистеме озера. Оговоримся сразу, что в модели под бактериями понимаются все редуценты, в том числе и планктонные грибы. Это существенно для условий Ладожского озера, где именно за счет грибов произошло ускорение круговорота фосфора в экосистеме [80].

Данные рисунков 12 и 13 показывают, что в классической картине двух максимумов биомассы фитопланктона в течение вегетационного периода, на снижение фосфорной нагрузки сначала реагирует осенний максимум, а уж затем весенний. Это обусловлен тем, что весенний максимум использует тот неорганический фосфор, который накопился во время зимнего периода. Осенний максимум биомассы фитопланктона использует то, что остается от весеннего потребления. При глубокой очистке от весеннего максимума остается мало неорганического фосфора, и осенний максимум фактически пропадает (кривая 3 на рис. 12).

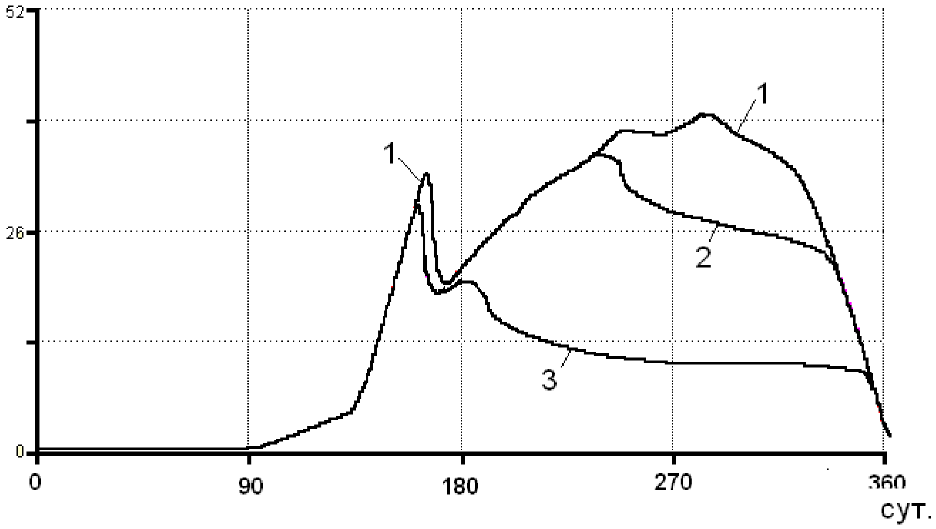


Рис. 12. Изменение биомассы фитопланктона при установившемся режиме функционирования экологической системы озера.
1 – полное отсутствие очистки поступающих загрязнений,
2 – частичная очистка, 3 – полная очистка.

Изменения в интенсивности регенерации фосфора за счет бактерий (рис. 13) ведет не только к изменению абсолютных значений биомассы фитопланктона, но и срокам наступления максимумов. При замедленной регенерации наступление весеннего максимума несколько запаздывает.

Поскольку в настоящем исследовании не рассматривается экономическая интерпретация ассимиляционного потенциала, то можно определять данную величину как возможное увеличение фосфорной нагрузки на экосистему озера, при которой максимальная концентрация биомассы фитопланктона не будет превосходить допустимой величины. В подмодели МОНИТОРИНГ (рис. 11) происходит вычисление этой величины (АР), согласно приведенному определению.

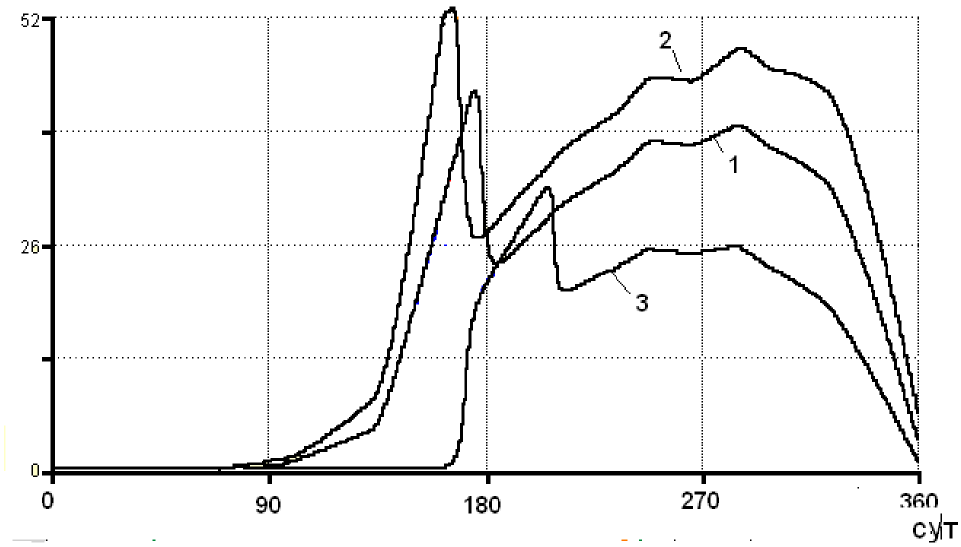


Рис. 13. Изменение биомассы фитопланктона при установившемся режиме функционирования экологической системы озера. 1 – базовый вариант, 2 – увеличение интенсивности жизнедеятельности бактерий, 3 – уменьшение интенсивности жизнедеятельности бактерий

Дальнейшее исследование модели посвящено выяснению того, как зависит ассимиляционный потенциал экосистемы озера от его характеристик. На рис. 14 представлена зависимость АР озера от фосфорной нагрузки, поступающей с водосбора в предположении отсутствия поступления фосфора от предприятия-загрязнителя. Увеличением фосфорной нагрузки ассимиляционный потенциал сокращается и достигает нуля в случае достижения максимальных концентраций фитопланктона допустимых значений.

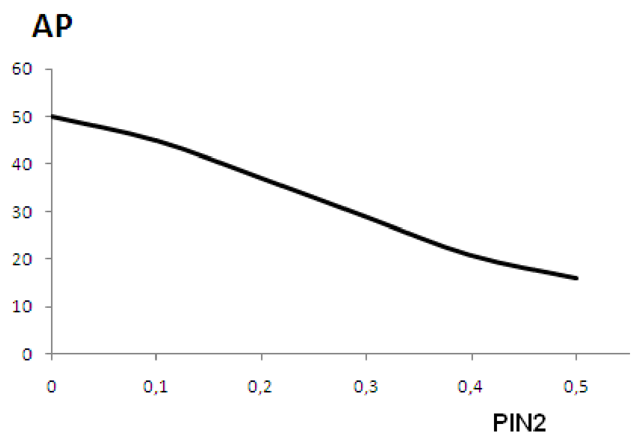


Рис. 14. Зависимость ассимиляционного потенциала экосистемы озера от фосфорной нагрузки, поступающей с водосбора.

Существенное влияние на ассимиляционный потенциал озера оказывает скорость захоронения органического вещества в виде донных отложений (рис. 15). Высокая скорость осадконакопления способствует повышению ассимиляционного потенциала, а низкая – его уменьшению, причем зависимость имеет нелинейный характер.

Увеличение интенсивности питания бактерий ведет к уменьшению ассимиляционного потенциала (рис. 16). На первый взгляд, эта зависимость кажется парадоксальной. Но следует иметь в виду, что увеличивая скорость регенерации фосфора в экосистеме этот эффект ведет к увеличению продукции и биомассы фитопланктона, что, в свою очередь, сокращает ассимиляционный потенциал водоема.

Рыбы-планктофаги, при увеличении давления на зоопланктон, сокращают его численность и интенсивность потребления фитопланктона. В свою очередь, это приводит к росту биомассы фитопланктона и сокращению ассимиляционного потенциала (рис. 17).

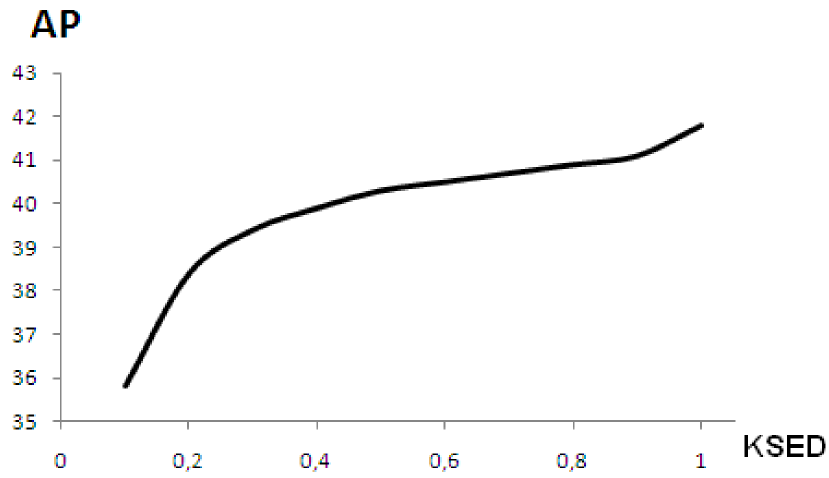


Рис. 15. Зависимость ассимиляционного потенциала экосистемы озера от интенсивности осадконакопления в озере.

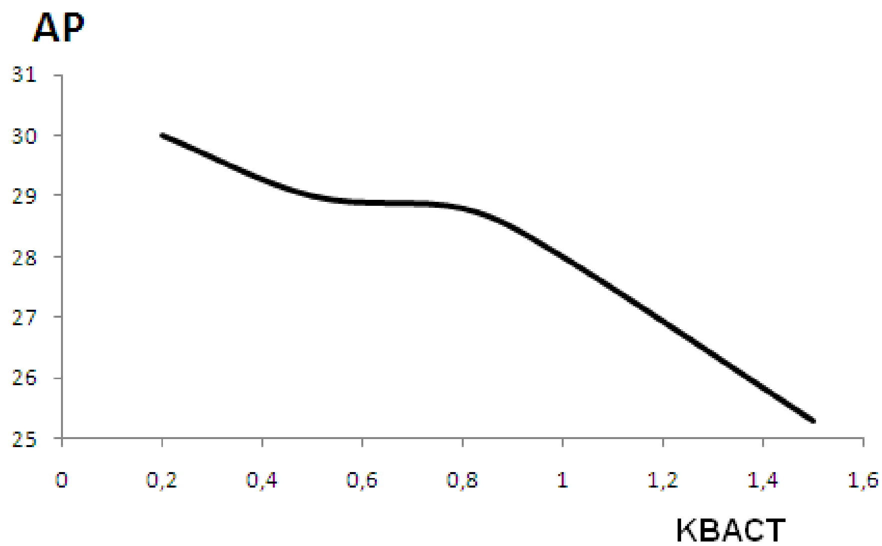


Рис. 16. Зависимость ассимиляционного потенциала экосистемы озера от интенсивности питания бактерий и грибов

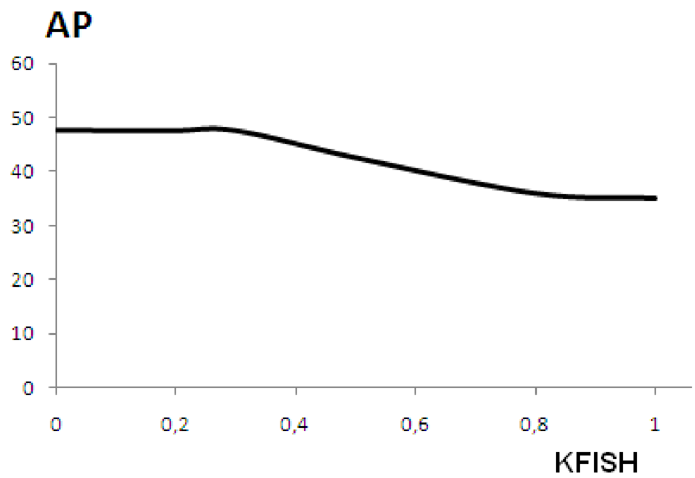


Рис. 17. Зависимость ассимиляционного потенциала экосистемы озера от интенсивности питания рыб-планктофагов

Увеличение естественной смертности фитопланктона непосредственно обуславливает рост его биомассы и, следовательно, сокращение ассимиляционного потенциала (рис. 18).

При оценке полученных результатов исследования созданной модели следует иметь в виду ее предельную упрощенность. Это следует, хотя бы, из сравнения конструкции рассматриваемой модели с, описываемыми в обзоре [81], существующими моделями водных экологических систем. Усложнение модели экологической системы, введение в модель имитации процессов, происходящих на водосборе, учет возможности сброса в озеро токсических веществ много другое, конечно, уточнило бы данные о связи величины ассимиляционного потенциала озера с его свойствами. Однако, задача настоящей работы только в том, что при помощи модели экологической системы озера можно не только оценить его ассимиляционный потенциал, но и выявить причины, влияющие на его величину.

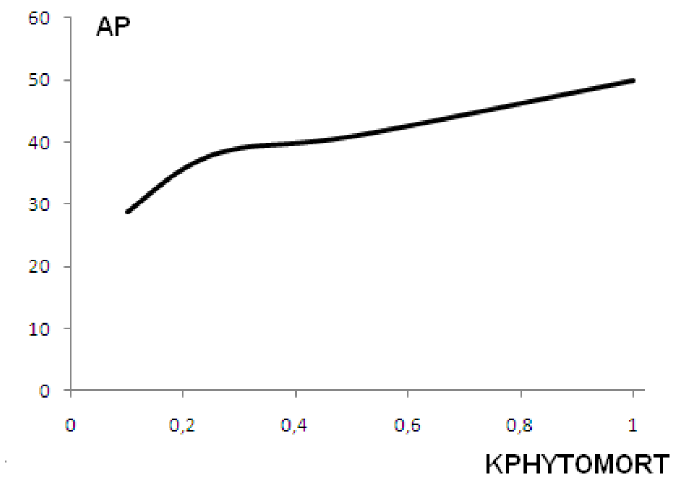


Рис.18. Зависимость ассимиляционного потенциала экосистемы озера от интенсивности естественной смертности фитопланктона

5. Заключение к части II

Смысл настоящей работы заключается в том, что задача определения ассимиляционного потенциала экологической системы озера не может быть результативно решена без построения и исследования имитационной модели этой экосистемы. Для конкретного примера экосистемы Ладожского озера подобная задача уже была поставлена и решена [80], что явилось результатом многолетней работы нескольких научных коллективов. Повторять подобную работу для каждого водоема не представляется возможным. Выполнение программы достижения устойчивого развития [82] заключается в адаптации обобщенной модели озерной экосистемы [78-79] к задаче определения ассимиляционного потенциала этой системы с ориентацией на уже имеющиеся и систематизированные данные, например справочник «Озера Карелии. 2013» [83].

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материал, представленный в настоящей работе, не является завершающим в серии многочисленных исследований динамики экологической системы Ладожского озера. Вопросов и нерешенных проблем остается больше, чем полученных ответов и понятых закономерностей. Это касается как непосредственных наблюдений на самом озере, проведении лабораторных экспериментов и их интерпретации, так и построения имитационных моделей и их исследование. Начнем с натурных наблюдений на акватории озера. В силу экономических и иных причин интенсивность экспедиционных работ на Ладожском озере резко снизилась. О проведении синхронных съемок с нескольких научных судов, как это практиковалось в 70-80-ые годы, не приходится даже мечтать. Осталось несколько продольных рейсов за навигационных период, которые, в лучшем случае, дают только качественную картину, происходящих в экосистеме изменений. А эти изменения, как показывает материал первой части настоящей работы весьма значительны и носят принципиальный характер.

За все время существования Ладожской экспедиции Института озероведения РАН и работ в последние годы так и не было сделано ни одной попытки исследования зимнего гидробиологического режима озера. Конечно, проведение зимних работ на Ладоге связано с большими трудностями, но пример работ на Байкале показал существенную роль подледного фотосинтеза во всем биотическом балансе водоема. Конечно, между Байкалом и Ладогой нельзя проводить прямых аналогий, но в связи с глобальным потеплением роль незамерзающей части акватории озера в гидрооптическом и гидробиологическом режиме озера может оказаться существенной.

Основа количественных знаний о процессе эвтрофирования Ладожского озера составляли не только гидробиологические съемки по всей акватории озера, но многочисленные экспериментальные работы, связанные с определением продукционных характеристик фито- и бактериопланктона. Именно эти работы и легли в основу первых вариантов имитационной модели экосистемы озера [74]. Теперь, когда выяснилось, что структура экологической системы существенно изменилась и ней проявились новые компоненты в виде грибов, которыми раньше можно пренебрегать, энергетические характеристики этих элементов оказались неопределенными.

Теперь об имитационном моделировании экосистемы Ладожского озера. Создание трехмерной гидротермодинамической модели [74] это, конечно, существенный вклад в понимание процессов, происходящих в озере. Но эта модель далеко не исчерпывает всех насущных требований практики. Во-первых, эта модель детерминированная и в ней не учитывается неопределенность или размытость исходных данных. Если с рельефом дна все обстоит более или менее благополучно, то с величинами вертикального и горизонтального коэффициентов турбулентного перемешивания и теплообмена и скоростями ветра над акваторией озера дело ограничивается литературными данными и калибрацией по измеренным профилям температур и горизонтальных скоростей течений. Гидробиологическая часть модели не учитывает тех изменений, которые произошли в структуре экосистемы в последние годы, о причинах этого уже упоминалось выше. Именно это обстоятельство объясняет причину перехода к более примитивной форме модели экосистемы, которая используется во второй части книги.

Представленная работа выполнена в рамках гранта РФФИ № 13-06-00218 «Развитие и применение экономических механизмов и экологических моделей для управления водными ресурсами региона с целью обеспечения устойчивого развития». Основная идея работ по этому гранту заключается в определении ассимиляционного потенциала водоема. Экономисты исходят из достаточно широкого понимания термина ассимиляционного потенциала, как о стоимости тех сбросов и изъятий из экосистемы водоема, которые можно производить, не нарушая принципа устойчивого развития. В рамках уже выполненных исследований был определен ассимиляционный потенциал Ладожского озера с использованием имитационной модели этого водоема [84]. При этом в расчет бралась только фосфорная нагрузка на озеро, при которой экосистема сохраняет достигнутое состояние мезотрофного водоема.

Представляется целесообразным в дальнейших исследованиях расширить трактовку ассимиляционного потенциала водоема от учета сброса в озеро биогенных элементов (фосфора и азота) на другие антропогенные воздействия, которые могут влиять на сохранение устойчивого развития экологической системы водоема. К таким антропогенным воздействиям можно отнести сброс загрязняющих веществ, не относящихся к биогенам, использование озера в транспортных и рекреационных целях и, наконец, вылов рыбы. Последний вопрос имеет особое значение, так как популяции промысловых рыб являются неотъемлемой частью экологической системы водоема. Для Ладожского озера была разработана модель сообщества рыб для определения допустимого вылова при разных состояниях кормовой базы [85]. Эта модель разрабатывалась отдельно от основной модели озера, поскольку в основу моделирования был положен баланс вещества и энергии, а рыбопродукция составляет десятые доли процента от первичной продукции фитопланктона. Поэтому все величины потоков вещества в сообществе рыб находились в пределах ошибки определения первичной продукции и могли рассматриваться на уровне шума параметров. Однако это обстоятельство не может служить поводом для исключения рыбной продукции водоема из ассимиляционного потенциала озера. Тем более что в практике рыболовства величина аналогичная понятию ассимиляционного потенциала давно существует и называется общим допустимым уловом (сокращенно ОДУ). Методам расчета этой величины, в том числе с применением моделей, посвящена обширная литература, например [86]. Поскольку конечный результат расчета экономического выражения ассимиляционного потенциала должен выражаться в денежных единицах, величины ущерба от ухудшения качества питьевой воды и ущерба от необратимого подрыва промысловых запасов рыбы могу оказаться вполне сопоставимыми, несмотря на разницу в потоках вещества через сообщества фитопланктона и сообщество рыб.

Переходя к более далеким перспективам изучения экологической системы Ладожского озера, следует обратить внимание на роль фундаментальных исследований в определении ассимиляционного потенциала озера. Частично этот вопрос затронут в монографии [87]. Однако подобный подход может быть расширен путем включения в модель имитацию действия органов по контролю над качеством воды, по контролю за соблюдением правил рыболовства, согласно существующему законодательству и практике его применения. Без такого усложнения вряд ли можно ожидать практических результатов проводимых исследований. Совершенно ясно, что для решения подобных задач математический аппарат, примененный при создании модели экосистемы озера, оказывается не достаточным. Ведь придется иметь дело с нечетко определенными величинам или описанными на уровне словесных описаний. Возможным выходом из создавшегося положения может быть применение логико-лингвистических и когнитивных моделей, искусственных нейронных сетей, генетического алгоритма и методов нового направления в информатике, известного под названием искусственного интеллекта [88-89].

Литература

1. Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л.. Наука. 1987. 213 с.
2. Гусаков Б.Л., Тержевик А.Ю. Лимническое районирование и особенности озерных процессов в лимнических зонах // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 21-26.
3. Давыдова Н.Н, Краснов И.И., Рыбалко А.Е., Спиридонов М.А., Субетто Д.А. История Ладожского озера по материалам изучения его донных отложений. История современных озер. Тезисы докладов Всесоюзного симпозиума по истории озер. Ленинград – Таллин, 1986. С. 29-30.
4. Расплетина Г.Ф. Обеспеченность озерной системы фосфором // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 74-86.
5. Расплетина Г.Ф., Гусаков Б.Л. Применение прямого и косвенного методов расчета биогенной нагрузки и концентрации веществ в воде Ладожского озера // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л. Наука. 1982. С. 222-242.
6. Расплетина Г.Ф., Сусарева О.М. Биогенные элементы // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее / Под ред. Румянцева В.А., Драбковой В.Г. СПб.: Наука. 2002. С. 77-86.
7. Тихомиров А.И. Термика крупных озер. Л., Наука. 1982. 232 с.
8. Forel F. Temperature lacustres; recherches sur la temperature du la Leman et d'autres lacs d'eau douce. – Arch. Sci. Physiol. Nat., ser.3, 1880, T.3. P. 501-515.
9. Forel F. Le Leman Monographie limnologique. T.3, Lausannt, 1904. 715 p.
10. Александрова Д.Н., Капустина Л.Л. Бактериопланктон // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. С. 156-162.
11. Петрова Н.А. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л. Наука. 1968. С.73-130.
12. Вопросы современной лимнологии // Под общей редакцией академика С.В. Калесника. Ленинград. 1982. 240 с.

13. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. 304 с.
14. Россолимо Л.Л. Основы типизации озер и лимнического районирования // Накопление вещества в озерах. М. 1964. С.5-46.
15. Россолимо Л.Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М. 1977. 144 с.
16. Lean D.K.S. Overview on the nutrient status of Lake Ontario // Canad. J. Fish. Res. Aquat. Sci. 1987. V.44 (12). P. 2042-2046.
17. Lean D.K.S., Friicker H.J., Charlton M.N., Cuhel R.L., Pick F.R. The Lake Ontarion life support system // Canad. J. Fish. Res. Sci. 1987. V.44 (12) P. 2230-2240.
18. Mc Manus Y., Heinen E.A., Baehr M.M. Hypolimnetic oxidation rates in Lake Superior: Impact of dissolved organic material on the lake's carbon budget // Limnol. Oceanogr. 2003. V. 48. P. 1624-1632.
19. Quereshi A.A., Dutka B.J. Microbiological studies on the quality of urban storm-water runoff in southern Ontario.1979. Canada. Water Research, 13. P. 977-985.
20. Rodhe W. Crystallization of eutrophication concept in Norther Europe// Eutropphication: Causes, consequences, correctives. Natl. Acad. Sci. 1996. P. 50-64.
21. Stevens R.J.J., Neilson M.A. Response of Lake Ontario to the reductions in phosphorus load. 1967-82 // Canad. J. Fish. Res. Aquat. Sci. 1987. V. 449(12). P. 2059-2068.
22. Thienemann A. Der Sauerstoff in eutrophen und oligotrophen Seen. Ein Beitrag zur Seetypenlehre // Die Binnengewasser. 1982. Bd.4. 176 s.
23. Vollenwieder R.A., Rast W., Kerekes J. The phosphorus loading concept to eutrophication research. 1980. In: The phosphorus management strategies for lakes. Ann Arbor, P.207-234.
24. Currie D.J. and Kalff J. 1948a. A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus. Limnol. Oceanogr. 29. P. 298-310.
25. Currie D.J. and Kalff J. 1948b. The relative importance of bacterioplankton and phytoplankton in phosphorus uptake in freshwater. Limnol. Oceanogr. 29. P. 311-321.
26. Donahue W.F, Schindler D.W., Page S.J. and Stainton M.P. 1998. Acid-induced changes in DOC quality in an experimrntal whole-lake manipulation. Environ. Sci. Technol. 32. P. 2954-2960.
27. Dussart B. Limnology. Paris. 1966.
28. Gao X., Heath R.T. Relationship between dissolved organic carbon (LDOC), bacterioplancton cell phosphorus quota, and bacterial phosphorus uptake rate in lake. Great Lakes Res. 2005. V. 31. P. 125-137.
29. Gutelmacher B.L. and Petrova N.A. 1982a. Phosphorus andcarbon assimilation of the individual species of algae in Ladoga Lake. Intern. Rev gesamt. Hydrobiol. 67. P. 837-844.
30. Gutelmacher B.L. and Petrova N.A. 1982b. Production of individual species of algae and its role in productivity of phytoplankton in Ladoga Lake. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 67. P.613-623.
31. Hutchinson G.E. A treatise on Limnology. 1967.11. New York. Jhon Willey and Sons Inc., 1115 p.
32. Jonsson A. Fe and Al sedimentation and their importance as carriers for P, N and C in a large humic lake in northen Sweden. Water Air Soil Pollut. 1997. V. 99. P. 283-295.

33. Limnology generale // Pourriot R., Meybeck M. (eds). Masson, Paris, Milan, Barcelona.1995. 956 p.
34. Malm J., Mironov D., Terzhevik and L.Grahn. A field study of the thermal bar in Lake Ladoga – spring 1992. 1992. Report 3162. Lund.
35. Балахонцев Е.Н. Фитопланктон р. Невы // Тр. Об-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. 1904. 39. С. 17-22.
36. Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. Ленинградский Университет им. Жданова. Лаборатория озероведения. Труды, том XX. 1966г. 323 с.
37. Капустина Л.Л. Особенности пространственно-временного распределения и функциональные характеристики бактериопланктона // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 146-178.
38. Крючков А.М., Тержевик А.Ю. Термический режим и формирование водных масс // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. С. 54-56.
39. Кулиш Т.П. Трансформация различных форм органического вещества вод Ладожского озера в условиях антропогенного эвтрофирования. Автореф. канд. дисс. СПб. 1996. 24 с.
40. Курашов Е.А. Мейобентос профундали и закономерности его изменения // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее / Под ред. Румянцева В.А., Драбковой В.Г. СПб.: Наука, 2002. С. 211-223.
41. Маслевцова Т.Н. Потребление фосфора бактериопланктоном Ладожского озера // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 87-92.
42. Петрова Н.А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990.198 с.
43. Петрова Н.А. Оборачиваемость фосфора в озерной экосистеме // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 251-256.
44. Петрова Н.А. Фитопланктон в истоке реки Невы (данные ежедневных наблюдений) // Ботанический журнал. 1996. Т.81. № 4. С. 36-42.
45. Петрова Н.А., Антонов С.Е., Протопопова Е.В. Структурные и функциональные характеристики фитопланктона // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 119-145.
46. Петрова Н.А., Иофина И.В., Капустина Л.Л., Кулиш Т.П., Петрова Т.Н. / Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера (этапы трансформации экосистемы, 1975–2004 гг.) // Экологическая химия. 2005. Т. 14. Вып. 4. С.209 –234.
47. Петрова Н.А., Петрова Т.Н., Сусарева О.М., Иофина И.В. Особенности эволюции экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного евтрофирования // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 5. С. 580-590.
48. Raspletina G.F. and Gusakov B.L. Direct and indirect methods for calculation nutrient loading and concentration in water of Lake Ladoga. In: Petrova N.A. (ed) Antropogenic eutrophication of Lake Ladoga. 1987. Nauka, Leningrad. P. 222-242.

49. Калесник С.В. Общие географические закономерности Земли. М. 1970. 283с.
50. Руховец Л.А., Астраханцев Г.П., Минина Т.Р., Петрова Н.А., Полосков В.Н. Оценка возможных изменений в экосистеме Ладожского озера в 21 веке под влиянием антропогенных и климатических факторов // Водные ресурсы, 2006. Т.33. № 3. С. 367-382.
51. Руховец Л.А., Филатов Н.Н., Тержевик А.Ю., Астраханцев Г.П., Минина Т.Р., Петрова Н.А., Полосков В.Н., Белкина Н.А., Ефремова Т.В., Назарова Л.Е., Сало Ю.А., Сабылина А.В., Тимакова Т.М. Онежское озеро сегодня и завтра: опыт математического моделирования // Водные ресурсы Европейского севера России: итоги и перспективы исследований. Под ред. Н.Н. Филатова, В.И. Кухарева, Т.И. Регеранд, В.Х. Лифшица. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, Институт водных проблем Севера РАН, Карельское отделение Русского Географического общества, 2006. С. 127-153.
52. Тержевик А.Ю., Крючков А.М. Динамические процессы в озере и трансформация водных масс // Антропогенное эвтрофирование Ладожского менное состояние экосистемы Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. С. 69-78.
53. Тержевик А.Ю., Петрова Н.А., Гусаков Б.Л. Анализ возможности возникновения критических ситуаций в экосистеме озера // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 257-265.
54. Иофина И.В. Развитие водной микофлоры в период антропогенного эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А., Расплетиной Г.Ф. Л. Наука. 1987. С. 167-171.
55. Иофина И.В. Структура и функциональные характеристики водной микрофлоры // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 176-186.
56. Коркишко Н.Н., Крылова Ю.В., Курашов Е.А., Протопопова Е.В., Маринич М.А., Воякина Е.Ю. Влияние высокоэффективной газожидкостной хроматографии для изучения органических соединений различной природы в воде Ладожского озера и других водоемов его бассейна // Экологическая химия, 2001. Т. 10. С. 89-108.
57. Коркишко Н.Н., Кулиш Т.П., Крылова Ю.В., Петрова Т.Н. Трансформация органического вещества воды Ладожского озера в условиях антропогенного эвтрофирования // Экологическая химия. 1995. Т. 4. № 4. С. 288-295.
58. Коркишко Н.Н., Кулиш Т.П., Петрова Т.Н., Черных О.А. Органическое вещество воды Ладожского озера // Ладожское озеро / Под ред. Филатова Н.Н. Петрозаводск: КарНЦ РАН.2000. С. 105-110.
59. Трегубова Т.М., Кулиш Т.П. Кинетика биохимического потребления кислорода в воде озера. // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. С. 106-116.
60. Трегубова Т.М., Кулиш Т.П., Тержевик А.Ю. Влияние эвтрофирования Ладожского озера на режим органического углерода // Антропогенное эвтрофирование природных вод. М. Наука. 1983. С. 172-173.

61. Трегубова Т.М., Кулиш Т.П. Формирование запаса органического вещества в озере // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 219-239.
62. Трегубова Т.М., Кулиш Т. П., Капустина Л.Л. Особенности режима органического вещества в современный период // Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А., Расплетиной Г.Ф. Л.: Наука, 1987. С. 149-166.
63. Трегубова Т.М., Кулиш Т.П. Формирование запаса органического вещества в озере // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. С. 219-239.
64. Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л. Наука. 1986. 155 с.
65. Руховец Л.А., Астраханцев Г.П., Мальгин А.Н., Минина Т.Р., Петрова Н.А., Полосков В.Н., Тержевик А.Ю., Филатов Н.Н. Оценка влияния потепления климата на экосистему Онежского озера // Влияние потепления климата на экосистемы больших озер Северо-запада России (Ладога и Онега). Часть 3 / Под ред. Л.А. Руховца и Н.Н. Филатова. СПб. СПб ЭМИ РАН. 2005.
66. Руховец Л.А., Астраханцев Г.П., Минина Т.Р., Петрова Н.А., Полосков В.Н., Тержевик А.Ю., Филатов Н.Н. Моделирование экосистемы Онежского озера для решения задач сохранения его водных ресурсов // Экономико-математические исследования: математические модели и информационные технологии. IV. Часть II / СПБ. СПб ЭМИ РАН. 2005. С. 146-166.
67. Коркишко Н.Н., Кулиш Т.П., Петрова Т.Н., Черных О.А. Органическое вещество в воде Ладожского озера и процессы его трансформации // Экологическая химия. 2000а. Т. 9. № 4. С. 221-229.
68. Коркишко Н.Н., Кулиш Т.П., Петрова Т.Н., Черных О.А. Водное гуминовое вещество в воде озера и процесс его трансформации // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее / Под ред. Румянцева В.А., Драбковой В.Г. СПб.: Наука, 2002. С. 111-116.
69. Tregubova T.M. and Kulish Oxygen regime. In: Petrova N.A.and A.Yu. Terzhevik (eds). Lake Ladoga – criteria of the ecosystem state. 1992. Nauka. St. Petersburg. P. 235-240.
70. Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л.: Наука. 1982, 144 с.
71. Никитенко Ю.В. Эколого-экономические оценки ассимиляционного потенциала территории. БГУ. Минск. 2012.
72. Гусев А.А. Современные экономические проблемы природопользования. Международные отношения. М. 2004.
73. Крепша Н.В. Экономика природопользования и природоохранной деятельности. Томск. 2011.
74. Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. Санкт-Петербург. Наука. 2003. 320 с.
75. Меншуткин В.В., Клековски Р.З. Экологическое моделирование на языке STELLA. Энергия. М. 2006. 160 с.
76. *Jorgensen, S.E.*, Ecological modeling of lakes // In: Orlob, G.T. (Ed.) Mathematical Modelling of Water Quality: Streams, Lakes and Reservoirs, Ch. 9, Wiley, Chichester, 1983. P. 518.

77. *Меншуткин В.В.* Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб: Наука, 1993. 160 с.
78. Меншуткин В.В. Искусство моделирования. СПб. 2010.
79. Hakanson L., Bulion V.V. The Lake Foodweb. Modelling predation and abiotic/biotic interaction. Backhay Publ. 2008.
80. уховец Л.А., Петрова Н.А., Меншуткин В.В., Астраханцев Г.П., Минина Т.Р., Полозков В.Н., Петрова Т.Н., Сусарева О.М. Исследование реакции экосистемы Ладожского озера на снижение фосфорной нагрузки // Водные Ресурсы. 2011. Том 38. №6. С. 740-752.
81. Меншуткин В.В., Руховец Л.А., Филатов Н.Н. Моделирование экосистем пресноводных озер. Гидробиология озер (обзор) // Водные ресурсы, 2014. С. 2-18.
82. Atkinson G., Dubourg R., Hamilton K., Munasnghe M., Pearse D., Young C. Sustainable Development Macroeconomic and the Environment. Centre of social and economic research on the global environment. CSERGE. UK. 1997. Pp. 252.
83. Справочник «Озера Карелии. 2013»
84. Астраханцев Г.П., В.В. Меншуткин, Т.Р. Минина. Использование моделей экосистем больших озер для получения оценок их ассимиляционного потенциала // Управление большими системами. Вып.55. М.: ИПУ РАН, 2015. С.17 -34.
85. Ladoga and Onego – Great European Lakes. Observations and Modelling “. Ed. L. Rukhovets and N. Filatov. 2010.
86. Руденко. Г.П. Численность рыб, ихтиомасса, продукция выживших рыб и управление рыбопродукционным процессом в пресноводных водоемах (методическое пособие). СПб. 2014.
87. Меншуткин В.В., Руховец Л.А., Филатов Н.Н. Состояние и перспективы развития моделирования экосистем пресноводных озер. Использование моделей для решения задач сохранения их водных ресурсов. СПб. 2013.
88. Поспелов Г.П. Искусственный интеллект – основа новой информационной технологии. Наука. М. 1988. 280 с.
89. Пегат А. Нечеткое моделирование и управление. Бином. М. 2011. 798 стр.

Jorgensen, S.E., 1976. A eutrophication model for lake //Ecological Modelling, v. 2, № 1. pp.147-165.

Jorgensen, S.E., 1983. Ecological modeling of lakes //In: Orlob, G.T. (Ed.) Mathematical Modelling of Water Quality: Streams, Lakes and Reservoirs, Ch. 9, Wiley, Chichester, pp. 518.

Jorgensen, S.E., 1992. The shifts in species composition and ecological modeling in hydrobiology // Hydrobiologia. 239: pp. 115-129.

Jorgensen, S.E., 1994. Fundamental of Ecological Modeling. 2nd Edition. Part 19, Elsevier, Amsterdam.

Jorgensen, S.E., Bendoricchio, G., 2002. Fundamentals of Ecological Modeling. Third Edition. Elsevier, Amsterdam, 544 p.